

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer

Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und
Vorstand des pflanzenphysiolog. Inst. d. Universität Graz

II. Abteilung 2. Teil: Archegoniaten

Band X/2

Embryologie der Angiospermen

von

Dr. Karl Schnarf

Privatdozenten an der Universität Wien

Mit 627 Textfiguren in 69 Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12 a

1929

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übertragung in fremde Sprachen, vorbehalten
Copyright 1929, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) G.m.b.H. in Neuruppin

Herrn

Hofrat Professor Dr. Richard R. v. Wettstein

als Zeichen der Verehrung und Dankbarkeit
gewidmet

Vorwort

In einem Handbuche der Pflanzenanatomie muß auch der Gametophyt in gebührender Weise berücksichtigt werden. Bei den Anthophyten ist er indessen so sehr zu einem Organ herabgesunken und in solcher Weise mit den Vorgängen der Befruchtung, der Endosperm- und der Embryobildung verknüpft, daß eine gesonderte Darstellung seiner anatomischen Verhältnisse unnatürlich und unzweckmäßig wäre. Der vorliegende Teil des Handbuches wird somit umfassen: die Entwicklung und den Bau des männlichen und des weiblichen Gametophyten, die Befruchtung, die Entwicklung des Endosperms und die des Embryos bei den Angiospermen. Die Ontogenie des männlichen und des weiblichen Gametophyten muß naturgemäß im Zusammenhang mit gewissen Teilgebieten aus der Anatomie der Blüte behandelt werden. Insbesondere erscheint es notwendig, auf die Samenanlage, das Antherentapetum und das Leitungssystem für den Pollenschlauch insoweit einzugehen, als es die topographischen und physiologischen Beziehungen der Gametophyten verlangen. In das hier umgrenzte Gebiet gehört natürlich auch die Betrachtung der Reifeteilungen in den Pollen- und Embryosackmutterzellen. Daß dieses Teilgebiet in diesem Beitrag nicht ausführlich behandelt wird, beruht nur auf dem äußeren Umstand, daß es im Rahmen dieses Handbuches bereits durch TISCHLER eine gründliche Darstellung erfahren hat.

Um den in dieser Weise umgrenzten Inhalt dieses Beitrages mit einem kurzen Ausdruck zusammenzufassen, haben sich Herausgeber und Verfasser für das Wort Embryologie entschieden, obgleich die „zoologischen“ Embryologen im wesentlichen nur die Entwicklung des Embryos behandeln und die Erscheinungen, die dieser vorausgehen, nur kurz zu berühren pflegen.

Die großen Probleme der Embryologie der Angiospermen, die den Anlaß zur Forschung auf diesem Gebiete gegeben haben, erscheinen uns jetzt im wesentlichen gelöst. Zu diesem Abschluß ist die Forschung etwa um die Zeit der Jahrhundertwende gekommen und fand auch in COULTER und CHAMBERLAINS *Morphology of Angiosperms* (New York 1903) eine ausgezeichnete Zusammenfassung. Wenn ich heute, ein Vierteljahrhundert später, den Versuch mache, einen Überblick über das Forschungsgebiet zu geben, habe ich durchaus nicht das Gefühl, eine bestimmte Periode der Forschung abschließend zu charakterisieren. Denn die Zahl der Untersuchungen, die sich mit der Embryologie der Angiospermen befassen, ist gerade in der neuesten Zeit besonders groß und es tritt uns in ihnen eine Fülle neuer Tatsachen und auch verschiedenartige Problemstellung entgegen. Vor allem zeigt es sich, daß bei aller

Übereinstimmung in den Grundzügen innerhalb der Angiospermen eine sehr weitgehende Variabilität der Erscheinungen herrscht, die einer Ordnung und Verknüpfung und dann weiterhin der Erklärung bedarf. Dieser Seite der embryologischen Forschung gerecht zu werden, ist in erster Linie mein Bestreben gewesen. Daneben sollen natürlich auch Fragestellungen anderer Art erörtert und so weit geklärt werden, als es nach dem heutigen Stande möglich ist. Daß die historische Seite etwas zurückgesetzt wurde, geschah aus der Meinung heraus, daß eine geschichtliche Darstellung zweckmäßig auch die anderen Kormophyten umfassen muß.

In einem Arbeitsgebiete, wo alljährlich 50 oder mehr Arbeiten erscheinen, ist es mißlich, daß eine zusammenfassende Darstellung unter den Händen des Bearbeiters zu veralten beginnt. Das Manuskript wurde zum Beginne des Jahres 1927 abgeschlossen und berücksichtigte zunächst nur die bis dahin erschienene Literatur. Immerhin war es möglich, diejenigen Veröffentlichungen, die mir im Verlaufe des Jahres 1927 bekannt geworden sind, entweder bei der Korrektur zu verwerthen oder in den Nachträgen auf sie hinzuweisen. Eine gründliche Ausnützung und Verwertung dieser neuesten Literatur ist dabei nicht durchführbar gewesen, es sollte nur auf sie aufmerksam gemacht werden. Solche Arbeiten, die im Jahre 1928 erschienen sind, wurden grundsätzlich nicht berücksichtigt.

Hinsichtlich der Abbildungen sei bemerkt, daß sie sämtlich Kopien aus der Literatur sind. Etwa die Hälfte dieser Kopien wurde von mir hergestellt, die übrigen stammen von meinem Schüler und Freunde Herrn Dr. med. FRIEDRICH PAULA, dem ich für diese mühevollen und äußerst sorgfältige Unterstützung zu besonderem Danke verpflichtet bin. Meinen Dank spreche ich ferner allen denjenigen aus, die mich bei meiner Arbeit sei es durch persönliche Anregung, sei es durch die Beschaffung von schwer zugänglicher Literatur förderten. Ich bin da vor allem dem Herausgeber des Handbuches Herrn Professor Dr. KARL LINSBAUER, ferner den Herren C. J. CHAMBERLAIN, K. V. O. DAHLGREN, A. ERNST, W. HIMMELBAUR, K. HÖFLER, K. KEISSLER, F. NETOLITZKY, O. PORSCH, F. A. WENT, RICHARD V. WETTSTEIN zu besonderem Danke verpflichtet.

Auch dem Verlag danke ich für sein vielfach gezeigtes Entgegenkommen.

Wien, 7. Oktober 1928

Karl Schnarf

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort	VII
Inhaltsverzeichnis	IX
A. Der männliche Gametophyt	1
1. Die Entstehung der Pollenmutterzellen	1
2. Die Teilung der Pollenmutterzellen	4
Monocotyledones	6
Dicotyledones	14
3. Das Antherentapetum	31
4. Die Entstehung des männlichen Gametophyten	39
5. Der fertige Pollen	48
B. Der weibliche Gametophyt	52
1. Das Ovulum	52
2. Entwicklung und Bau des weiblichen Archespors	65
Spezieller Teil	73
3. Bildung und Auslese der Makrosporen	96
4. Der achtkernige Embryosack	120
a) Vorbemerkungen	120
b) Die Keimung der Makrospore und die Bildung des Embryosackes	121
c) Der Bau des fertigen Embryosackes	131
Der Eiapparat	132
Die Antipoden	140
Die Endospermanlage	170
d) Modifikationen der Entwicklung des achtkernigen Embryosackes	174
e) Embryosäcke von abnormalem Bau	176
5. Die abnormen Typen der Embryosackentwicklung	179
a) Übersicht über die Entwicklungstypen des Embryosackes	179
b) Der Oenothera-Typus	189
c) Der Scilla-Typus	192
d) Der Cypripedium-Typus	198
e) Der Lilium-Typus	203
f) Der Plumbagella-Typus	207
g) Der Peperomia-Typus	209
h) Die Verbreitung der Haupttypen der Embryosackentwicklung im System der Angiospermen	217
i) Die Beziehungen zwischen den Embryosacktypen	244
Anhang	254
Phänologie des männlichen und weiblichen Gametophyten	254
Holzgewächse	255
Stauden	258

	Seite
C. Befruchtung	262
1. Der Pollenschlauch	262
2. Verhalten des Pollenkornes und des Pollenschlauches auf der Narbe	279
3. Verhalten des Pollenschlauches im Griffel und im Fruchtknoten	282
4. Verhalten des Pollenschlauches im Ovulum	288
5. Das Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack	297
6. Die Kernverschmelzung	302
D. Das Endosperm	321
1. Entstehung und Einteilung des Endosperms im allgemeinen	321
2. Die nukleare Endospermentwicklung	324
3. Das zellulare Endosperm	336
a) Die Richtung der primären Wand ist nicht konstant	337
β) Die primäre Wand in der Längsrichtung orientiert	338
γ) Die erste Wand quer gestellt; in den beiden primären Tochterzellen oder einer derselben werden Längswände gebildet	339
δ) Die erste Wand quer gestellt; die beiden primären Tochterzellen oder mindestens eine derselben durch eine Querwand geteilt	342
ε) Die erste Wand schräg gestellt	346
4. Die helobiale Endospermentwicklung	348
5. Haustorien und haustorielle Bildungen	352
I. Synergidenhaustorien	355
II. Antipodenhaustorien	355
III. Embryosackhaustorien	356
IV. Pollenschlauchhaustorien	358
V. Suspensorhaustorien	361
VI. Endospermhaustorien	361
6. Verbreitung der Haupttypen der Endospermentwicklung und der Endospermhaustorien im System der Angiospermen	372
7. Bemerkungen über das Verhältnis der Endospermtypen zueinander	384
E. Die Entwicklung des Embryos	391
1. Die befruchtete Eizelle	391
2. Der Proembryo und seine Ausgestaltung zum Embryo	394
A. Gegliederte Embryonen	396
a) Dicotyledones	396
I. Cruciferen-Typus	398
II. Astereen-Typus	404
III. Solanaceen-Typus	408
IV. Chenopodiaceen-Typus	410
V. Caryophyllaceen-Typus	412
b) Monocotyledones	417
B. Die Entwicklung ungegliederter Keimlinge	422
3. Der Suspensor	428
F. Abnorme Fortpflanzungserscheinungen	441
1. Über die Störungen der sexuellen Fortpflanzung bei Bastarden und Sterilitätserscheinungen ähnlicher Art	441
2. Die apomiktische Fortpflanzung im allgemeinen	453
3. Parthenogenesis	457
4. Apogamie	459
5. Die Embryosackentwicklung parthenogenetischer und apogamer Pflanzen	460

6. Adventivembryonie	469
7. Pseudogamie und Merogonie	473
8. Polyembryonie	475
9. Spezieller Teil: Vorkommen von Apomixis und Polyembryonie	477
10. Entstehung der Apomixis	526
11. Parthenokarpie	547
G. Phylogenie des Gametophyten der Angiospermen	554
Nachträge	582
Literatur	587
Autorenregister	640
Pflanzennamen	649
Sachregister	660
Revision der Anthophyten-Namen	674
Berichtigungen	690

membranous.
corymbose ter
3-4 in. long
in fruit. Pet
han the calyx-l
nerous. Fruit
ly few, fleshy.
regarious in J
y common.
interferes wit
aspects as in
a shade-giver
Apr. May
R. maciloz
a 100. Ind. 12
trailing shrub
prickles harr
Leaves
gall

A. Der männliche Gametophyt

1. Die Entstehung der Pollenmutterzellen

Durch die grundlegenden Untersuchungen WARMINGS (1873), die durch ENGLER (1876) ergänzt wurden, ist gezeigt worden, daß in der typischen Angiospermen-Anthere vier Antherenfächer angelegt werden und daß die erste, unter der Epidermis liegende Periblemschichte jüngster Entwicklungsstadien den Ausgangspunkt für die Entwicklung des sporogenen Gewebes bildet. Bei einer großen Zahl von Pflanzen der verschiedensten Familien (Compositae, Leguminosae, Cruciferae, Solanaceae, Boraginaceae, Rubiaceae, Malvaceae u. a.) gelang es WARMING sicher festzustellen, daß die erste Periblemschichte durch Teilungen einerseits den Pollen, andererseits die unter der Epidermis liegenden Wandschichten der reifen Anthere liefert. Nur in einzelnen Fällen — u. a. *Tropaeolum* und mehreren Monokotyledonen — schienen ihm auch Zellen, die innerhalb der ersten Periblemschichte lagen, an der Bildung des Pollens teilzunehmen. In Stadien (vgl. Abb. 1), wo die zur Ausbildung des Pollens führende Differenzierung eben beginnt, treten an denjenigen Stellen, die der Lage nach den künftigen Pollensäcken entsprechen, Zellen in der äußersten Periblemschichte auf, die gewisse Unterschiede gegenüber den übrigen, Meristemcharakter aufweisenden Zellen erkennen lassen. Sie sind in der Regel größer, haben dichteres Zytoplasma und einen größeren Kern, der einen großen Nukleolus enthält. Diese Zellen — primäre Archesporzellen — erfahren im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung zunächst Teilungen unter Ausbildung tangentialer Wände, so daß jede in eine äußere, der Epidermis anliegende, parietale Zelle und eine innere, sekundäre Archesporzelle oder Archesporzelle schlechthin genannte zerfällt. Die Gesamtheit der parietalen Zellen, die parietale Schichte, wird zusammen mit der Epidermis zur Antherenwandung. An Querschnitten durch Antheren der unmittelbar folgenden Stadien sieht man, daß die parietale Schichte durch die Ausbildung von tangentialen Wänden, die in zentrifugaler Folge auftreten, in meist drei, bisweilen mehr Schichten zerfällt. Die äußerste dieser oder, wenn mehr als drei vorhanden sind, die äußersten werden meist zu den fibrösen Schichten der reifen Antherenwand umgebildet. Die mittlere oder die mittleren gehen, ohne eine weitere Ausbildung zu erfahren, zugrunde. Die innerste wird in späteren Stadien wohl auch aufgelöst, aber erst nachdem sie zum äußeren Teile des Tapetums geworden ist, das die sporogenen Zellen umgibt. Der innere, d. i. der Mitte der Antheren zugewendete Teil des Tapetums entsteht aus den auf dieser Seite anliegenden Zellen.

Die sekundären Archesporzellen, auch Pollenurmutterzellen genannt oder bisweilen auch in ihrer Gesamtheit als Archespor bezeichnet, zeigen weiterhin bei den verschiedenen Pflanzen ungleiches Verhalten. Sie erfahren meist mehrfache Teilungen und zwar somatische Teilungen, wie MOTTER (1897b) gegenüber anders lautenden Angaben C. ISHIKAWAS (1897) ausdrücklich feststellt, bis zu dem Stadium der Pollenmutterzellen, welche die durch ganz bestimmte Besonderheiten charakterisierten Tetradenteilungen durchmachen. Je nach den Richtungen, in denen die Teilungen der Pollenurmutterzellen verlaufen, entsteht

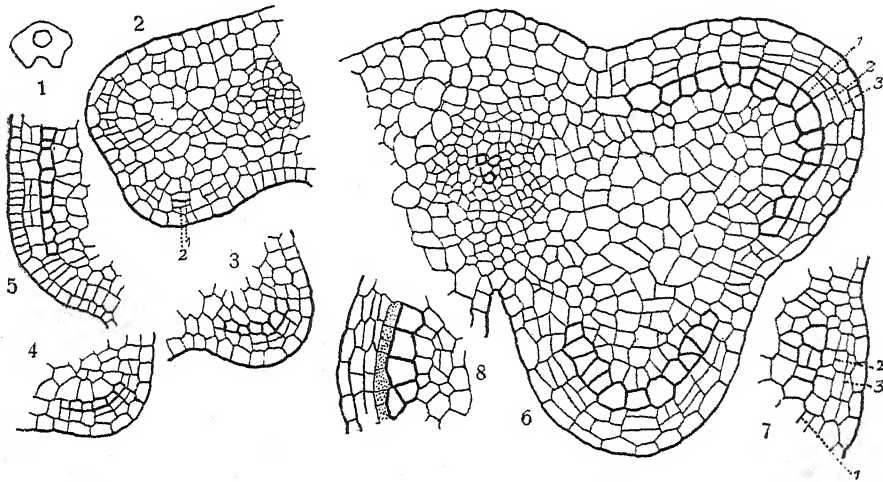


Abb. 1. Entwicklung der Pollenmutterzellen in den Antheren von *Datura stramonium*. — Fig. 1. Junge Anthere, quer. — Fig. 2. Die Hälfte einer solchen im Querschnitte, stärker vergr.; in den Ecken werden die subepidermalen primären Archesporzellen durch tangentiale Wände geteilt. — Fig. 3–5. Spätere Stadien; die sekundären Archesporzellen durch stärker ausgezogene Zellgrenzen hervorgehoben; parietale Schichte z. T. wieder durch tangentiale Wände geteilt; Fig. 3 und 4 aus Querschnitten, Fig. 5 aus einem Längsschnitte. — Fig. 6. Querschnitt eines späteren Stadiums; die Ziffern 1 bis 3 weisen auf die Reihenfolge, in der die tangentialen Wände in der parietalen Schichte entstehen. — Fig. 7. Dasselbe Stadium wie in Fig. 6 im Längsschnitt. — Fig. 8. Die innerste der aus der parietalen Schichte entstandenen Zellagen als Antherentapetum differenziert. — Nach WARMING. Fig. 2, 3, 4, 5, 7, 8 etwa 200 fach, Fig. 6 noch stärker, Fig. 1 unbedeutend vergrößert.

aus diesen entweder eine einschichtige Lage oder eine mehrschichtige Platte oder ein zylindrischer Strang. In manchen Fällen werden die Pollenurmutterzellen direkt zu Pollenmutterzellen. Letzteres trifft z. B. für einen Teil der Malvaceae zu, wo in jedem Antherenfache nur eine einzige Längsreihe von Pollenmutterzellen ausgebildet wird (vgl. COULTER und CHAMBERLAIN 1903, S. 38, LANTIS 1912, CANNON 1903, WOYCICKI 1917, STENAR 1925b).

Dies ist in Kürze der typische Verlauf der zur Bildung der Pollenmutterzellen führenden Entwicklung. Modifikationen desselben können zunächst in der Weise entstehen, daß in den vier Gruppen der primären Archesporzellen einzelne dieser nicht die zur Ausbildung der Pollenurmutterzelle führenden Teilungen erfahren, so daß mehr als vier Pollen-

säcke entstehen. Durch Verschmelzungen kann ferner die Zahl der Antherenfächer herabgemindert werden. Ein Beispiel für Verschmelzung der Antherenfächer sowie Unterdrückung einzelner derselben bieten *Piper Betel* var. *monoicum* nach JOHNSON (1910), der darin Übergangsstadien von dem Hermaphroditismus zur Diklinie erblickt. Eine ringförmige, zusammenhängende Masse sporogenen Gewebes, das um eine sterile „Columella“ herumliegt, hat PISEK (1924) bei *Arceuthobium oxycedri* gesehen. Eine Sonderung der sporogenen Gewebe in übereinanderliegende kleinere Massen ist für Mimosaceae (ROSANOFF 1865, ENGLER 1876) und einige Anonaceae (SAMUELSSON 1914) beschrieben worden. Schwankungen scheinen ferner in der Zellteilungsfolge derjenigen Schichten zu bestehen, die aus der parietalen Schichte hervorgehen. In dieser herrscht nach WARMING zentrifugale Entstehung der tangentialen Wände vor, so daß also die fibröse Schichte und die frühzeitig zugrunde gehende Mittelschichte Schwesterzellen angehören. Diese Zellteilungsfolge wurde in neuerer Zeit auch von ASPLUND (1920) bei Valerianaceae, von GUÉRIN (1917, 1919) bei Labiatae und von MASCRÉ (1922) bei Boraginaceae beobachtet. Dagegen gibt HÅKANSSON (1923) für die Umbelliferae an, daß die Zellen der Tapetumschichte und der Mittelschichte Schwesterzellen seien. Daß die Ausbildung einer Mittelschichte überhaupt unterbleibt, wurde von PETERS (1908) bei *Cuscuta* beobachtet. Ferner kann sich entweder die Mittelschichte oder die äußerste Schichte, die gewöhnlich das Endothezium liefert, durch tangentiale Wände weiter vermehren.

Das Tapetum, das in der Mehrzahl der Fälle aus der parietalen Schichte hervorgeht, hat in gewissen Fällen einen anderen Ursprung, nämlich aus den sporogenen Zellen. Diese Entstehung, von COULTER (1898) zuerst bei *Ranunculus* beobachtet, ist vor allem innerhalb der Polycarpiceae und Helobiae festgestellt worden; innerhalb der ersteren bei *Myosurus minimus* (SWINGLE 1908), *Magnolia virginiana* und *Liriodendron tulipifera* (MANEVAL 1914), *Sarracenia purpurea* (SHREVE 1905) und wahrscheinlich auch bei *Cinnamomum* (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918); unter den Helobiae bei *Zostera marina* (ROSENBERG 1901), *Ruppia maritima* (GRAVES 1908), *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913), *Elodea canadensis* (WYLIE 1904). Von anderen Ordnungen liegen gleichartige Angaben vor für *Citrus* (OSAWA 1912), *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905), *Apocynum androsaemifolium* (FRYE und BLODGETT 1905), *Astilbe japonica* (WEBB 1902), *Impatiens fulva* (CARROLL 1919), *Impatiens Sultani* (OTTLEY 1918)¹⁾. Bei *Burmanniea* scheint die Entstehung des Tapetums nach SCHOCH (1920) verschieden zu sein. „Die Abstammung des Tapetums von den sporogenen Zellen ist bei *Burmanniea Championii* vorherrschend. Die Beobachtungen bei *B. candida* sprechen dafür, daß bei dieser Pflanze gelegentlich Tapetenzellen auch von der innersten Wandschicht gebildet werden können. Diese letztere Herkunft des Tapetums läßt sich bei *B. coelestis* und *disticha* häufig beobachten.“ —

¹⁾ Nach OTTLEY ist bei *Impatiens Sultani* das Tapetum nicht auf die periphere Region der sporogenen Zellmasse beschränkt, sondern dringt auch in das Innere derselben hinein und nimmt mehr als die Hälfte des Raumes des Loculus ein. Die Entstehung des Tapetums ist nach dem Autor ungewiß, aber eher durch Sterilisierung der Pollenmutterzellen als aus den parietalen Zellen entstanden. — Sterile Zellen innerhalb der Pollenmutterzellen auch bei *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1918).

Bei *Viscum* wird nach PISEK (1923) überhaupt keine Tapetenschichte in der Anthere differenziert. Bei dieser Pflanze sieht man in frühen Stadien die gruppenweise liegenden Pollenmutterzellen von abgeflachten Zellen umgeben, die ohne scharfe Grenze in das umgebende Gewebe übergehen. — Bei *Gentiana* und *Sweetia* sind von GUÉRIN (1925, 1926) Verhältnisse beschrieben worden, die zeigen, daß die Entwicklung des sporogenen Gewebes in den Antheren in manchen Fällen ganz auffallend von denen abweicht, welche man für die Angiospermen als typisch annimmt. In sehr frühen Entwicklungsstadien treten zunächst in tieferen Lagen Zellen auf, die durch ihre Größe und ihren Inhalt Archesporzellen gleichen. Sie finden sich in geringer Zahl einzeln oder zu zweien beisammen in jeder Region des künftigen Loculus, untereinander durch gewöhnliche Zellen geschieden. Die Entstehung dieser Archesporzellen ist nicht soweit zurückverfolgt, um ein entschiedenes Urteil zu gestatten, ob auch sie aus subepidermalen primären Archesporzellen hervorgegangen sind oder nicht. In späteren Stadien sieht man die Pollenmutterzellen oder deren Derivate zerstreut in einem Komplex plasmareicher, kleinerer vegetativer Zellen eingebettet. Vorausgesetzt, daß man diese als Tapetum bezeichnen kann, sehen wir also, daß bei *Gentiana* und *Sweetia* nicht wie bei den Angiospermen gewöhnlich ein Tapetum die Pollenmutterzellen scheidenförmig umgibt, sondern in einem mächtigen Tapetengewebe die Pollenmutterzellen oder die aus ihnen hervorgegangenen Tetraden inselförmig eingestreut liegen. Zur Zeit, da die Pollenkörner ihre Ausgestaltung erfahren, lösen sich diese Tapetenzellen allmählich auf, unter Erscheinungen, die mit einem Periplasmodium Ähnlichkeit haben (vgl. auch SCHNARF 1923).

2. Die Teilung der Pollenmutterzellen

Die durch die besprochenen Vorgänge in den jungen Antheren gebildeten Pollenmutterzellen unterscheiden sich gewöhnlich sehr auffällig durch ihre Größe, ihre stärkere Färbbarkeit und die Beschaffenheit ihres Kernes von den benachbarten Zellen. Während bei diesen die Zellteilung und Vermehrung ihren Fortgang nimmt, ist in jenen die Zellteilung zunächst eingestellt, sie werden größer und zeigen die Tendenz sich abzurunden. Letztere prägt sich in dem Auftreten von allmählich größer werdenden Interzellularen an den Kanten und Ecken aus. Zur Zeit, da die Pollentetraden eben fertig gebildet sind, erscheinen sie von der Antherenwand losgelöst und in der Antherenflüssigkeit („anter sap“, DORSEY 1914, S. 18) schwebend.

Der Übergang von den Pollenmutterzellen¹⁾ zu den Pollenzellen (Mikrosporen) spielt sich in zwei Teilungsschritten ab, mit denen die Reduktion des Chromatins verbunden ist. Die beiden Teilungsschritte, die der Kern der Pollenmutterzelle durchmacht, sind der heterotypische und der homöotypische des Reduktionsvorganges, der hier nicht näher

¹⁾ GATES und REES (1921) beobachteten bei *Lactuca sativa* das gelegentliche Auftreten zweikerniger Pollenmutterzellen, deren beide Kerne dasselbe Stadium der Prophase zeigten; Entstehung wahrscheinlich durch Unterdrückung der Wandbildung bei der vorangegangenen Zellteilung. Dagegen beschreibt TAHARA (1910) bei *Morus* eine Pollenmutterzelle, die abnormer Weise zweikernig war und zwar zeigte einer der Kerne das Stadium der Diakinese, der andere das einer vorgerückten Synapsis.

besprochen wird, da er im Bande „Allgemeine Pflanzenkaryologie“ dieses Handbuches (TISCHLER 1921/22) eine ausführliche Behandlung erfahren hat. Durch die beiden Teilungsschritte entstehen vier haploide Kerne, von denen jeder zum Kern einer entwicklungsfähigen Mikrospore wird. Eine Ausnahme bilden diesbezüglich nur die Cyperaceae, bei denen die Pollenmutterzelle zum Pollenkorne wird (WILLE 1886, JUEL 1900a, STOUT 1912, HEILBORN 1918, PIECH 1924a, 1924b; vgl. Abb. 3, Fig. 12—16). Der Kern der Pollenmutterzelle macht hier wohl die beiden Reduktionsteilungsschritte durch, aber von den durch diese entstandenen vier Kernen gehen drei zugrunde und einer fungiert als primärer Pollenkern. Die Pollenentwicklung der Cyperaceae — wie es scheint, herrscht in der ganzen Familie darin Übereinstimmung — bildet so ein Gegenstück zur typischen Entwicklung der Makrospore.

Die Reduktionsteilungen des Kernes der Pollenmutterzelle und die mit ihnen verbundenen Zellteilungen vollziehen sich im allgemeinen sehr rasch und gehen innerhalb eines Antherenfaches annähernd gleichzeitig an allen Pollenmutterzellen vor sich. Oft wird in der Literatur beschrieben, daß innerhalb eines Pollensackes alle Pollenmutterzellen Teilungsstadien zeigten. Wenn in größeren, insbesondere sehr langgestreckten Antheren die Teilung ungleich weit vorgeschritten ist, so ist doch die Verteilung der verschiedenen Stadien eine solche, daß man annehmen kann, daß die Einleitung der Pollenbildung zunächst am proximalen Ende des Pollensackes beginnt und von hier aus wellenartig gegen das distale Ende fortschreitet. Unter solchen Umständen können dann Pollensäcke zu finden sein, deren oberes Ende zum Beispiel Synapsisstadien zeigt, während das untere fertige Tetraden enthält, und dazwischen treten alle Übergangsstadien auf¹⁾. Bei *Calopogon* beobachtete PACE (1909), daß alle Pollenmutterzellen, die von einer sporogenen Zelle stammen, gleichzeitig in Teilung treten.

Die Tatsache, daß unter den Angiospermen die Zellteilung der Pollenmutterzellen auf verschiedene Weise erfolgen kann, war bereits HOFMEISTER (1861, 1867) wohl bekannt. Er wußte, daß sich entweder die Pollenmutterzelle zunächst in zwei Zellen teilt und jede Tochterzelle wieder geteilt wird oder aber die Pollenmutterzelle auf einmal in vier Zellen geteilt wird, und hatte bereits auch einigen Einblick in die Verbreitung dieser beiden Teilungsweisen. „Die Teilung der Mutterzelle in sukzessiv zweimal zwei Tochterzellen ist unter den Monokotylen entschieden der häufigere Fall, derjenige der simultanen der seltenere. Der erste ist z. B. typisch für alle daraufhin untersuchten Liliaceen, für *Tradescantia*, für viele Gräser. Als sichere Beispiele für den zweiten können *Najas major* und *Iris florentina*, *parisiensis* u. a. bärtige genannt werden. Übrigens ist bei keiner Art, weder von Monokotyledonen, noch von Dikotyledonen, einer der beiden Entwicklungsvorgänge der ausschließlich herrschende. Man findet bei jeder Art Ausnahmen: Pollenmutterzellen, die nach Art des zweiten sich vermehren, und umgekehrt.“

¹⁾ Auffallende Verschiedenheit in den Entwicklungsstadien der Pollenmutterzelle eines Pollensackes oder einer Anthere ist geradezu ein charakteristisches Merkmal gestörter Entwicklung, wie sie bei Bastarden — z. B. *Bryonia alba* \times *dioica* (TISCHLER 1906a) — und apomiktischen Pflanzen — z. B. *Hieracium*-Arten (ROSENBERG 1917) — vorkommt.

HOFMEISTER hat die Verschiedenheit in der zeitlichen Entstehung der Wände in den Pollenmutterzellen als Einteilungsgrund benützt. Die Untersuchungen in der neueren Zeit haben nun gezeigt, daß in der Teilung der Pollenmutterzellen nicht nur in dem zeitlichen Auftreten der Wände, sondern auch in der Art der Wandbildung auffallende Unterschiede herrschen. Im folgenden soll nun zunächst die Zellteilung in zeitlicher Hinsicht besprochen werden. Wir können da immerhin die Ausdrücke sukzessiv (oder sukzedan) und simultan benützen, nur dürfte es zweckmäßig sein, sie genauer zu definieren. Von sukzessiver Pollenzellbildung sprechen wir dann, wenn nach der heterotypischen Kernteilung durch eine Wand zwei vollkommen getrennte Protoplasten entstehen; wird nach der heterotypischen Teilung keine Zellteilung durchgeführt und erfolgt diese erst nach der homöotypischen Teilung, sprechen wir von simultaner Pollenzellbildung.

Daß die Zellteilung nach der Ausbildung der vier Mikrosporenkerne überhaupt unterbleibt, kommt vor. Diese Erscheinung hat aber dann entweder den Charakter einer vereinzelt Abnormität oder steht in Zusammenhang mit einer gestörten Pollenentwicklung. Beispiele in letzterer Hinsicht bieten vor allem Bastarde und apomiktische Pflanzen wie *Mirabilis jalapa* \times *longiflora* (TISCHLER 1908), *Hieracium excellens* (ROSENBERG 1917), *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1919), wo unter anderen Unregelmäßigkeiten auch vierkernige Pollen mit den typischen Pollenhäuten auftreten. Erwähnenswert ist auch die von HOLMGREN (1919) stammende Beobachtung, daß bei *Erigeron eriocephalus* ziemlich oft, bei *E. unalaschensis* bisweilen die Pollenmutterzellen sich nicht teilen, sondern mit einer dicken Wand umgeben. Diese abnormen Pollenkörner sind wahrscheinlich nicht funktionsfähig und kommen nur in solchen Blüten vor, die den Übergang zwischen den zwittrigen Scheibenblüten und den weiblichen Strahlblüten des Köpfchens bilden. Über das Verhalten der Pollenmutterzellen bei den Cyperaceae vgl. die unten folgenden Angaben.

Da die Verbreitung der sukzedanen und simultanen Pollenzellbildung möglicherweise einige systematische Bedeutung hat, soll im folgenden eine Liste derjenigen Monokotyledonen und Polycarpicae, über welche diesbezügliche Angaben in der Literatur vorliegen, gebracht werden. Von den übrigen Dikotyledonen werden mit Rücksicht auf den Raum nur diejenigen Gruppen angeführt werden, bei welchen eine Abweichung von dem bei den Dikotyledonen vorherrschenden simultanen Verhalten angegeben wird. Ähnliche Listen liegen in der Literatur bereits vor (SÖDERBERG 1919, SUESSENGUTH 1919, STENAR 1925 b, SHADOWSKY 1925 b).

Monocotyledones

Alismataceae.

Alisma plantago

succ. STENAR 1925 b

Butomaceae.

Butomus umbellatus

succ. HOLMGREN 1913

Hydrocleis nymphaeoides

succ. SUESSENGUTH 1919

Limncharis flava

succ. PALM 1920

Hydrocharitaceae.		
<i>Helodea canadensis</i>	succ.	WYLIE 1904
<i>Helodea gigantea</i>	succ.	SANTOS 1923
Scheuchzeriaceae.		
<i>Triglochin palustre</i>	succ.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
<i>Lilaea subulata</i>	succ.	CAMPBELL 1898
Aponogetonaceae.		
<i>Aponogeton distachyus</i>	sim. ¹⁾	SUESSENGUTH 1919, STENAR 1925b
„ <i>abyssinicus</i>	succ.	STENAR 1925b
„ <i>ulvaceus</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
Potamogetonaceae.		
<i>Potamogeton foliosus</i>	succ.	WIEGAND 1899
<i>Ruppia rostellata</i>	succ.	MURBECK 1902b
<i>Zostera marina</i>	succ.	ROSENBERG 1901b
Najadaceae.		
<i>Najas flexilis</i>	succ.	CAMPBELL 1897
„ <i>major</i>	succ. ²⁾	GUIGNARD 1899a
Triuridaceae.		
<i>Sciaphila</i> sp.	succ.	WIRZ 1910
Liliaceae.		
<i>Tofieldia calyculata</i>	sim.	AFZELIUS 1918, SEELIEB 1924
<i>Veratrum album</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Gloriosa virescens</i>	succ.	AFZELIUS 1918
<i>Uvularia sessiliflora</i>	sim.	ALDEN 1912
<i>Tricyrtis hirta</i>	succ.	GUIGNARD 1884, ISHIKAWA 1916
<i>Colchicum autumnale</i>	succ.	HEIMANN-WINAWER 1919
<i>Asphodelus albus</i>	sim.	ZALEWSKI 1882, STRASBURGER 1880b, SUESSENGUTH 1919
<i>Asphodeline lutea</i>	sim.	ZALEWSKI 1882, STRASBURGER 1880b, SUESSENGUTH 1919
<i>Eremurus himalaicus</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
<i>Bulbine longiscapa</i>	sim.	„ 1919
<i>Anthericum lilago</i>	succ.	ZALEWSKI 1882, STRASBURGER 1880b
„ <i>ramosum</i> ³⁾	succ.	STRASBURGER 1895, SUESSENGUTH 1919, STENAR 1925b
<i>Chlorophytum Sternbergianum</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Dianella</i> sp.	sim.	PALM 1920
<i>Hosta Sieboldiana</i>	succ.	MIYAKE 1906
„ <i>ovata</i>	succ.	SYKES 1908, SACHS 1874
<i>Hemerocallis flava</i>	succ.	ZACHARIAS 1888
„ <i>fulva</i>	succ.	JUEL 1897, FULLMER 1899, STRASBURGER 1882b
<i>Aloë Eru</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919

¹⁾ Dagegen gab SERGUÉEFF (1907) succ. an.

²⁾ HOFMEISTER (1861) gab sim. an.

³⁾ Die Angabe *Anthericum* sp. sim. (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1917) ist unsicher; vgl. STENAR (1925 b, S. 180).

<i>Aloë nobilis</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
" <i>caesia</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
" <i>striata</i>	sim.	" 1915a
" <i>echinata</i>	sim.	" 1915a
<i>Tritoma (Kniphofia) Tuckii</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
<i>Gasteria trigona</i>	sim.	" 1919
" <i>obtusifolia</i>	sim.	" 1919
" <i>verrucosa</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
" <i>glabra</i>	sim.	STENAR 1925b
<i>Haworthia cymbiformis</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
" sp.	sim.	GUIGNARD 1915a
<i>Apicra spiralis</i>	sim.	" 1915a
<i>Agapanthus</i> sp.	succ.	PALM 1920
<i>Allium ursinum</i>	succ.	GUIGNARD 1884
" <i>fistulosum</i>	succ.	C. ISHIKAWA 1897
" <i>moly</i>	succ.	STRASBURGER 1880b, MIYAKE 1906, ZALEWSKI 1882
" <i>tricoccum</i>	succ.	NOTHNAGEL 1916
" <i>victoralis</i>	succ.	MIYAKE 1906
" <i>spirale</i>	succ.	WIMMEL 1850
" <i>cepa</i>	succ.	WIMMEL 1850, MIYAKE 1906
" <i>narcissiflorum</i>	succ.	STRASBURGER 1875
<i>Gagea lutea</i>	succ.	SAKAMURA und STOW 1926
<i>Lilium candidum</i>	succ.	STRASBURGER 1880b, 1882b, ZA- LEWSKI 1882, MIYAKE 1906, FARMER und MOORE 1905
" <i>martagon</i>	succ.	ZIMMERMANN 1893, GUIGNARD 1884, 1891b, SARGANT 1897, GRÉGOIRE 1899 u. a.
" <i>canadense</i>	succ.	C. E. ALLEN 1905a
" <i>speciosum</i>	succ.	GRÉGOIRE 1899
" <i>longiflorum</i>	succ.	DIXON 1895b, YAMANOUCHI 1901
" <i>tigrinum</i>	succ.	GRÉGOIRE 1899, SCHAFFNER 1906
" <i>croceum</i>	succ.	GRÉGOIRE 1899, STRASBURGER 1882b
" <i>chalconicum</i>	succ.	GUIGNARD 1885a
" <i>philadelphicum</i>	succ.	CHAMBERLAIN 1897
" sp. sp.	succ.	STRASBURGER 1880b, MOTTIER 1897a
<i>Fritillaria persica</i>	succ.	STRASBURGER 1882b, 1884a
" <i>imperialis</i>	succ.	GRÉGOIRE 1899
<i>Galtonia candicans</i>	succ.	SCHNIEWIND-THIES 1901, MIY- AKE 1906, DIGBY 1910
<i>Drimiopsis maculata</i>	succ.	BARANOW 1926
<i>Scilla sibirica</i>	succ.	SCHNIEWIND-THIES 1901
" sp.	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Cordyline cannaefolia</i>	succ.	" 1919
" <i>stricta</i>	succ.	STENAR 1925b
<i>Yucca glauca</i>	succ.	FOLSOM 1916
<i>Dracaena Hookeriana</i>	succ.	STENAR 1925b

<i>Astelia Cunninghamii</i>	succ.	STENAR 1925b
<i>Asparagus officinalis</i>	succ.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
<i>medeoloides</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Smilacina</i> sp.	succ.	LAWSON 1913
<i>Polygonatum multiflorum</i>	succ.	STENAR 1925b
<i>Convallaria majalis</i>	succ.	ROSEN 1896, WIEGAND 1899, SCHNIEWIND-THIES 1901, SAUER 1909
<i>Trillium grandiflorum</i>	succ.	ATKINSON 1899
<i>Paris quadrifolia</i>	succ.	BERGHS 1905b (Fig. 18, 19)
<i>Sansevieria macrophylla</i>	succ.	PALM 1920
<i>cylinärica</i>	succ.	STENAR 1925b
<i>Eustrephus latifolius</i>	succ.	PALM 1920
<i>Smilax herbacea</i>	succ.	HUMPHREY 1914 ¹⁾
Stemonaceae.		
<i>Stemona moluccana</i>	succ.	PALM 1920
<i>javanica</i>	succ.	" 1920
Pontederiaceae.		
<i>Heteranthera reniformis</i>	succ.	PALM 1920
<i>Pontederia cordata</i>	succ.	W. R. SMITH 1898
<i>Eichhornia crassipes</i>	succ.	W. R. SMITH 1898
Haemodoraceae.		
<i>Xyphidium coeruleum</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
Amaryllidaceae.		
<i>Haemanthus Katharinae</i>	succ.	STENAR 1925b
<i>Clivia nobilis</i>	succ.	" 1925b
<i>Galanthus nivalis</i>	succ.	" 1925b
<i>Crinum latifolium</i>	succ.	" 1925b
<i>Ixolirion montanum</i>	sim.	" 1925b
<i>Hymenocallis litoralis</i>	succ.	PALM 1920
<i>Eucharis</i> sp.	succ.	" 1920
<i>Polianthes tuberosa</i>	succ.	" 1920
<i>Agave virginica</i>	succ.	SCHAFFNER 1909
<i>americana</i>	succ.	OSTERHOUT 1902
<i>Alstroemeria pelegrina</i>	succ.	GUIGNARD 1884
<i>pulchella</i>	succ.	STENAR 1925b
<i>Bomarea Caldasii</i>	succ.	" 1925b
<i>Curculigo recurvata</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919, PALM 1920, STENAR 1925b
<i>Hypoxis decumbens</i>	succ.	STENAR 1925b
Velloziaceae.		
<i>Vellozia elegans</i>	succ.	(wahrscheinlich) ²⁾ , STENAR 1925b
Iridaceae.		
<i>Crocus sativus</i>	sim.	GUIGNARD 1915b
<i>vernus</i>	sim.	" 1915b
<i>Iris germanica</i>	sim.	" 1915a
<i>florentina</i>	sim.	HOFMEISTER 1861, MIYAKE 1906

¹⁾ Die Abbildungen bei ELKINS (1914) sprechen für sim. Pollenbildung.

²⁾ Vgl. dagegen SUESSENGUTH (1919).

<i>Iris foetidissima</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
" <i>pallida</i>	sim.	MIYAKE 1906, GUIGNARD 1915a
" <i>pseudoacorus</i>	sim.	" 1906, " 1915a
" <i>sambucina</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
" <i>parisiensis</i>	sim.	HOFMEISTER 1861
" <i>sibirica</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
" <i>spuria</i>	sim.	MIYAKE 1906
" <i>squalens</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
<i>Tigridia Pavonia</i>	sim.	" 1915b
<i>Sisyrinchium striatum</i>	sim.	" 1915a
" <i>Bermudiana</i>	sim.	" 1915a
" <i>Bushii</i>	sim.	C. H. FARR 1922a
<i>Ixia paniculata</i>	sim.	GUIGNARD 1915a
" <i>coccinea</i>	sim.	" 1915a
" <i>maculata</i>	sim.	" 1915a
<i>Montbretia crocosmiaefolia</i>	sim.	" 1915a
<i>Gladiolus gandaviensis</i>	sim.	" 1915b
<i>Antholyza aethiopica</i>	sim.	" 1915a
" <i>Cunonia</i>	sim.	" 1915a
<i>Freesia refracta</i>	sim.	" 1915a
Juncaceae.		
<i>Luzula pilosa</i>	sim.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1917, SUESSENGUTH 1919
" <i>multiflora</i>	sim.	BRENNER 1922 ¹⁾
Flagellariaceae.		
<i>Flagellaria indica</i>	succ.	PALM 1920
Bromeliaceae.		
<i>Cryptanthus acaulis</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919, PALM 1920
<i>Pitcairnea</i> sp.	succ.	PALM 1920
" <i>pruinosa</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Nidularium</i> sp.	succ.	" 1919
<i>Vriesea Kitteliana</i> × <i>guttata</i>	succ.	" 1919
Dioscoreaceae.		
<i>Dioscorea quinqueloba</i>	sim.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
" <i>Tocoro</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
" <i>sinuata</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919, MEURMAN 1925
" <i>caucasica</i>	sim.	MEURMAN 1925
Taccaceae.		
<i>Tacca cristata</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919, PALM 1920 ²⁾
<i>Schizocapsa plantaginea</i>	sim.	HÅKANSSON 1921
Burmanniaceae.		
<i>Burmannia Championii</i>	succ.	SCHOCH 1920
" <i>disticha</i>	succ.	" 1920
" <i>candida</i>	succ.	" 1920
" <i>coelestis</i>	succ.	" 1920

¹⁾ Nach diesem Autor dürfte sim. Bildung in der ganzen Familie herrschen, da allgemein Tetraden in tetraëdrischer Anordnung vorkommen.

²⁾ „Bei vorwiegender Quadrantenanordnung“ nach SUESSENGUTH; PALM fand in den Tetraden gelegentlich reihenförmige Anordnung, die vielleicht succ. entstanden ist.

Commelinaceae.

*Palisota Barteri*succ. PALM 1920¹⁾*Commelina coelestis*succ. TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918,
STENAR 1925 b*Tinantia fugax*succ. TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918,
STENAR 1925 b*Spironema fragrans*

succ. STENAR 1925 b

Tradescantia albiflora

succ. " 1925 b

" *discolor*

succ. BARANETZKY 1880

" *pilosa*

succ. " 1880

" *subaspera*

succ. " 1880

" *virginica*

succ. BARANETZKY 1880, STRASBURGER 1880 b, 1895, MIYAKE 1906, SUESSENGUTH 1919, ZACHARIAS 1888

" *geniculata*

succ. SUESSENGUTH 1919

" sp.

succ. HOFMEISTER 1861

" sp.

succ. SUESSENGUTH 1919

" *elata*

succ. STRASBURGER 1880 b

Rhoeo discolor

succ. BARANETZKY 1880, SUESSENGUTH 1919, PALM 1920

Zebrina pendula

succ. BARANETZKY 1880, HANCE 1915

Xyridaceae.

Xyris indica

succ. WEINZIEHER 1914

Eriocaulaceae.

Eriocaulon truncatum

succ. PALM 1920

" sp.

succ. " 1920

Cyperaceae²⁾.*Carex acuta*

sim. JUEL 1900 a

" *aquatilis*

sim. STOUT 1913

" *ericetorum*

sim. HEILBORN 1918

" *pilulifera*

sim. " 1918

" *panicea*

sim. " 1918

" *caryophyllaea*

sim. " 1918

" *digitata*

sim. " 1918

" *flava*

sim. " 1918

" *vulpina*

sim. WILLE 1886

" *hirta*

sim. " 1886

" sp.

sim. " 1886

Isolepis gracilis

sim. SUESSENGUTH 1919

Fiurina simplex

sim. " 1919

Heleocharis palustris

sim. WILLE 1886, STRASBURGER 1884 a, PIECH 1924 b

Schoenoplectus lacustris

sim. PIECH 1924 a

¹⁾ PALM fand oft auffallend große Pollenkörner mit spärlichem, vakuolisiertem Plasma und hypertrophiertem Kern; ihre Entstehung ist unbekannt.

²⁾ Die Pollenbildung der Cyperaceen wird dem simultanen Typus zugerechnet, weil nach der heterotypischen Teilung keine Zellteilung erfolgt. Nur JUEL (1900 a) gibt für *Carex acuta* an, daß nach der ersten Teilung der Pollenmutterzelle eine Zellplatte angelegt wird, die aber wieder verschwindet. Nach der zweiten Teilung findet im allgemeinen keine Zellabgrenzung statt, nur WILLE (1886) deutet in einer seiner Figuren eine solche an.

Gramineae.

<i>Zea mays</i>	succ.	KUWADA 1911 ¹⁾
<i>Paspalum mandiocanum</i>	succ.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
„ <i>conjugatum</i>	succ.	PALM 1920
<i>Panicum variegatum</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Oryza sativa</i>	succ.	KUWADA 1910
<i>Phragmites communis</i>	succ.	TISCHLER 1918
<i>Triticum vulgare</i>	succ.	GOLINSKI 1893
„ <i>compactum</i>	succ.	WINGE 1924 (S. 268)
„ <i>compactum</i> var.		
„ <i>splendens</i>	succ.	KOERNICKE 1896
„ <i>-Bastarde</i>	succ.	KIHARA 1919
<i>Secale cereale</i>	succ.	GOLINSKI 1893
<i>Avena strigosa</i>	succ.	WINGE 1925
„ <i>sativa</i>	succ.	TANNERT 1905
<i>Aegilops ovata</i>	succ.	SCHNARF ²⁾
<i>Bambusa bambos</i>	succ.	„

Musaceae.

<i>Musa sapientum</i>	succ.	TISCHLER 1910, D'ANGREMOND 1915
<i>Heliconia Bihai</i>	succ.	PALM 1920

Zingiberaceae.

<i>Curcuma colorata</i>	succ.	PALM 1920
<i>Costus cylindricus</i>	succ.	„ 1920
<i>Alpinia gigantea</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919

Cannaceae.

<i>Canna indica</i>	succ.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918, BELLING 1921
---------------------	-------	--

Marantaceae.

<i>Maranta sanguinea</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Thalia dealbata</i>	succ.	„ 1919

Orchidaceae.

<i>Cypripedium candidulum</i>	sim. ³⁾	SUESSENGUTH 1919
„ sp.	sim.	YAMAHA 1926
<i>Paphiopedilum insigne</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
„ <i>callosum</i>	sim.	„ 1919
<i>Selenipedium cardinale</i>	sim.	„ 1919
<i>Ophrys</i> sp.	sim.	GUIGNARD 1882b
<i>Orchis maculata</i>	sim.	„ 1882b
„ <i>mascula</i>	sim.	GUIGNARD 1882b, STRASBURGER 1895
<i>Himantoglossum hircinum</i>	sim.	GUIGNARD 1882b, K. HEUSSER 1915
<i>Spiranthes</i> sp.	sim.	YAMAHA 1926

¹⁾ Als Ausnahmefall beobachtete der Autor einmal Unterdrückung der Wandbildung.

²⁾ Nicht veröffentlicht.

³⁾ Für *Cypripedium* gab GUIGNARD (1882b, S. 40) succ. an und wiederholt diese Angabe (1915a).

<i>Cephalanthera</i> sp.	sim.	GUIGNARD 1882b
<i>Limodorum abortivum</i>	sim.	" 1882b
<i>Listera ovata</i>	sim.	GUIGNARD 1884
<i>Neottia ovata</i>	sim.	" 1882b
<i>Thunia Bensoniae</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
<i>Pleurothallis velaticaulis</i>	sim.	" 1919
<i>Anocentrum miniatum</i>	sim.	" 1919
<i>Coelia bella</i>	sim.	" 1919
<i>Calopogon pulchellus</i>	sim.	PACE 1909,
<i>Calanthe</i> sp.	sim.	GUIGNARD 1882b
<i>Acanthophippium sylhetense</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
<i>Cymbidium Lowianum</i>	sim.	" 1919
<i>Maxillaria</i> sp.	sim.	GUIGNARD 1882b
<i>Phalaenopsis amabilis</i>	sim.	PALM 1920
<i>Phajus Wallichii</i>	sim.	HOFMEISTER 1867 (S. 109)
<i>Bletilla</i> sp.	sim.	YAMAHA 1926
Palmae.		
<i>Chamaedorea corallina</i>	sim.	SÖDERBERG 1919
" <i>Sartorii</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
" <i>glaucophylla</i>	sim.	" 1919
" <i>Karwinskiana</i>	sim.	" 1919, 1920
		(Fig. 21)
<i>Areca triandra</i>	sim.	PALM 1920
<i>Caryota</i> sp.	sim.	PALM 1920
<i>Pterygospermum</i> sp.	sim.	" 1920
<i>Nipa fruticans</i>	succ. ¹⁾	RADERMACHER 1925
Cyclanthaceae.		
<i>Carludovica macropoda</i>	succ.	PALM 1920
<i>Cyclanthus cristatus</i>	succ.	(wahrscheinlich), SUESSENGUTH 1919
Araceae²⁾.		
<i>Symplocarpus foetidus</i>	succ.	DUGGAR 1900
<i>Peltandra undulata</i>	succ.	" 1900
<i>Richardia africana</i>	succ.	J. B. OVERTON 1909, GOW 1913
<i>Anthurium leuconeurum</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
" <i>crystallinum</i>	succ.	GOW 1913
<i>Arisaema triphyllum</i>	succ.	PICKETT 1915, 1916
" <i>Dracontium</i>	succ.	" 1916
<i>Microcasia pygmaea</i>	succ.	PALM 1920
<i>Pothos</i> sp.	succ.	" 1920
Lemnaceae.		
<i>Lemna minor</i>	succ.	CALDWELL 1899
Typhaceae.		
<i>Typha latifolia</i>	succ.	SCHAFFNER 1897
" <i>Shuttleworthii</i>	succ.	GOEBEL 1923

¹⁾ Eine zu überprüfende Angabe!

²⁾ Gows (1913) Angabe: „Tetrad formation in the anthers of some species is by means of simultaneous, in others by successive divisions“, muß wohl noch überprüft werden.

Dicotyledones

Von dieser Klasse sollen im folgenden die in der Literatur niedergelegten Beobachtungen über die Polycarpicae angeführt werden, bei welchen beiderlei Typen gemischt auftreten, ferner die recht wenigen übrigen Ausnahmen, welche von der Regel, daß der Pollen der Dicotyledonen durch simultane Wandbildung entsteht, abweichen.

Polycarpicae

Magnoliaceae¹⁾.

<i>Magnolia Yulan</i>	sim.	GUIGNARD 1897, 1898
" <i>Soulangeana</i>	sim.	" 1897, 1898
" <i>virginiana</i>	sim.	MANEVAL 1914
" <i>obovata</i>	sim.	ANDREWS 1902
" <i>tripetala</i>	sim.	C. H. FARR 1918
<i>Liriodendron tulipifera</i>	sim.	ANDREWS 1902, MANEVAL 1914

Anonaceae.

<i>Anona Cherimolia</i> ¹⁾	sim.	SAMUELSSON 1914
<i>Cananga odorata</i>	succ.?	OES 1914 ²⁾
<i>Asimina triloba</i>	succ.?	HERMS 1907

Calycanthaceae.

<i>Calycanthus floridus</i>	sim.	J. B. OVERTON 1909, SCHÜRHOFF 1923
" <i>occidentalis</i>	sim.	LONGO 1900, SCHÜRHOFF 1923
" <i>fertilis</i>	sim.	SCHÜRHOFF 1923
<i>Chimonanthus fragrans</i>	sim.	LONGO 1900

Aristolochiaceae.

<i>Aristolochia clematitis</i>	succ.	SAMUELSSON 1914 (vgl. S. 29, Abb. 3, Fig. 1—3)
" <i>fimbriata</i>	succ.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
" <i>sipho</i>	sim.	" " " 1918
<i>Asarum europaeum</i>	sim.	" " " 1918

Rafflesiaceae.

<i>Rafflesia Patma</i>	succ.	ERNST und SCHMID 1913
------------------------	-------	-----------------------

Lauraceae.

<i>Cinnamomum Sieboldi</i>	succ.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1917
----------------------------	-------	----------------------------

Lardizabalaceae.

<i>Akebia quinata</i>	sim.	VELSER 1913
-----------------------	------	-------------

Berberidaceae.

<i>Epimedium niveum</i>	sim.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
<i>Podophyllum peltatum</i>	sim.	MOTTIER 1897a

Ranunculaceae.

<i>Thalictrum purpurascens</i>	sim.	J. B. OVERTON 1909
<i>Delphinium</i> sp.	sim.	SUESSENGUTH 1919

¹⁾ Die Pollenbildung der Magnoliaceae und von *Anona* wird aus später zu erörternden Gründen dem sim. Typus zugerechnet.

²⁾ Die Angaben des Autors sehr unklar.

<i>Ranunculus septentrionalis</i>	sim.	COULTER 1898
" <i>multifidus</i>	sim.	" 1898
" <i>abortivus</i>	sim.	" 1898
<i>Batrachium longirostris</i>	sim.	RIDDLE 1905 c
Nymphaeaceae.		
<i>Cabomba Caroliniana</i>	succ.	SUESSENGUTH 1919
<i>Nelumbo lutea</i>	sim.	C. H. FARR 1922 b
<i>Nuphar luteum</i>	sim.	GUIGNARD 1897, LUBIMENKO u. MAIGE 1907
<i>Nymphaea coerulea</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
" <i>gigantea</i>	sim.	" 1919
" <i>alba</i>	sim.	GUIGNARD 1897, LUBIMENKO u. MAIGE 1907, SUESSENGUTH 1919
" <i>Marliacea</i> × <i>Lei-</i> <i>deckeri</i>	sim.	SUESSENGUTH 1919
Ceratophyllaceae.		
<i>Ceratophyllum submersum</i>	succ. ¹⁾	STRASBURGER 1902
Sarraceniaceae.		
<i>Sarracenia purpurea</i>	sim.	SHREVE 1905, NICHOLS 1908
" <i>flava</i>	sim.	" 1905
" <i>flava</i> × <i>purpurea</i>	sim.	" 1905
" <i>variolaris</i>	sim.	" 1905
<p>Von den übrigen Dikotyledonen müssen zunächst die Podostemonaceae genannt werden, da MAGNUS (1913) bei <i>Podostemon subulatus</i> beschreibt, daß sich das Zytoplasma der Pollenmutterzellen in zwei Hälften teilt und in jeder Tochterzelle der homöotypische Teilungsschritt stattfindet. Auch die Abbildungen lassen es als möglich erscheinen, daß hier succ. Mikrosporenbildung erfolgt. Ganz geklärt sind indessen hier die Verhältnisse nicht. Dagegen ist das Vorkommen succ. Pollenbildung in der Ordnung der Contortae bei zwei Familien sicher gestellt.</p>		
Apocynaceae.		
<i>Apocynum androsaemifolium</i>	succ.	FRYE u. BLODGETT 1905 (vgl. S. 29, Abb. 3, Fig. 4—9)
" <i>dagegen:</i>		
<i>Vinca minor</i> , wahrscheinlich	sim.	TÄCKHOLM u. SÖDERBERG 1918
Asclepiadaceae.		
<i>Periploca graeca</i> , wahr- scheinlich	succ.	DOP 1903 b
<i>Aclepias Cornuti</i>	succ.	CORRY 1883, STRASBURGER 1901 a, FRYE 1901, GAGER 1902
" <i>mexicana</i>	succ.	DOP 1902 a, 1903 b
" <i>Sullivantii</i>	succ.	FRYE 1902
" <i>tuberosa</i>	succ.	" 1901
<i>Gomphocarpus fruticosus</i>	succ.	DOP 1902 a, 1903 b

¹⁾ Die nach der heterotypischen Teilung gebildete Membran ist zart (Hautschicht?).

<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	succ.	STRASBURGER 1901 a
<i>Vincetoxicum nigrum</i>	succ.	DOP 1902 a
" <i>acutum</i>	succ.	" 1903 b
<i>Aranjia albens</i>	succ.	" 1902 a, 1903 b
<i>Oxypetalum coeruleum</i>	succ.	" 1903 b
<i>Ceropegia elegans</i>	succ.	" 1903 b
<i>Stapelia variegata</i>	succ.	" 1903 b
<i>Marsdenia erecta</i>	succ.	" 1902 a, 1903 b

Es gibt ferner unter den Dikotyledonen einzelne zweifelhafte Angaben über succ. Teilung der Pollenmutterzellen, die für sich allein oder doch gelegentlich auftreten soll. Dazu gehören die älteren Angaben über *Acacia* (ROSANOFF 1865), *Passiflora* (HOFMEISTER 1856), *Momordica* (WIMMEL 1850). Zu den unsicheren Angaben ist ferner zu rechnen, daß sich bei *Drosera*-Arten die Pollenmutterzellen entweder succ. oder sim. teilen (LEVINE 1916). Ausnahmen teratologischer Natur mögen vorkommen. Aber sonst gilt ganz sicher der Satz, daß innerhalb einer und derselben Art der Teilungstypus konstant ist. In ein ganz anderes Kapitel gehören jedoch eine Anzahl Fälle, wo bei gewissen Dikotyledonen neben anderen Unregelmäßigkeiten in der Pollenentwicklung auch sukzessive Wandbildung oder wenigstens die Entstehung einer Wand nach dem ersten Kernteilungsschritt in der Pollenmutterzelle beobachtet wurde. Es handelt sich entweder um Bastarde oder um dauernd apomiktische Pflanzen, bei welchen unter anderem in der Pollenentwicklung ein Teilungsschritt — TÄCKHOLM und SÖDERBERG (1918, S. 196) vermuten der zweite, nach neueren Untersuchungen dürfte es jedoch eher der erste sein — ausfällt (vgl. darüber insbesondere die in dem Abschnitt über Apomixis gegebene Darstellung bei *Hieracium*, *Taraxacum*, *Eupatorium* und anderen). Auch die Beobachtung ausnahmsweise sukzessiver Zellteilung bei *Plantago major* (EKSTRAND 1918) gehört wohl in das Kapitel der Sterilitätserscheinungen.

Bei der Besprechung der Zellteilung hinsichtlich der zeitlichen Entstehung der Wände haben wir mit Absicht zunächst die Frage nach der Art der Wandbildung in den Hintergrund gestellt. Nach den in den verschiedenen Lehrbüchern gegebenen Darstellungen ist anzunehmen, daß bei den höheren Pflanzen ganz allgemein die Zellteilung in der Weise vor sich geht, daß im Anschluß an eine Mitose eine Zellplatte angelegt wird, die sich zentrifugal bis zum Anschluß an die Wand der Pollenmutterzelle vergrößert. Diese Art der Zellteilung, die durch „Hautschichtneubildung“ (YAMAHA 1926) eingeleitet wird, wurde tatsächlich bei der Pollenzellteilung wiederholt festgestellt, so bei *Tradescantia* (HOFMEISTER 1867, BARANETZKY 1880), *Allium* (MIYAKE 1906), *Lilium*, *Fritillaria*, *Allium*, *Anthericum* (STRASBURGER 1875), *Potamogeton*, *Convallaria* (WIEGAND 1899), *Galtonia* (DIGBY 1910) u. a. Nach diesen Darstellungen scheint die Zellplatte, die zwischen den primären Tochterkernen angelegt wird — es handelt sich da um Vertreter der Monokotyledonen mit sukzessiver Entstehungsfolge der Wände —, bis zur Mutterzellwand fortgesetzt und erst dann die Wand zwischen den homöotypischen Kernen gebildet zu werden, also ein Vorgang, wie er sich bei den im Verbands stehenden vegetativen Zellen in gleicher Weise abspielt. Es liegen jedoch einzelne Beobachtungen vor, die darauf hin-

deuten, daß diese Zellteilung zum mindesten nicht immer so verläuft. Bei *Hemerocallis fulva* beschreibt JUEL (1897) folgenden Vorgang: „Die Verbindungsspindel zwischen den Tochterkernen bildet in gewöhnlicher Weise eine Zellplatte, der äquatoriale Teil der Spindel verbreitet sich und die Zellplatte wächst dabei gegen die Zellwand zu. Sie erreicht aber die Zellwand nicht. Wenn die Vorbereitungen zur zweiten Teilung eintreten, ist die Zellplatte und die Verbindungsspindel noch um eine kleine Strecke von der Zellwand getrennt. Jetzt lösen sich die Verbindungsfasern von der Zellplatte und diese liegt ganz frei im Hohlraume. Ihre beiden Konturen erscheinen aber nicht als Linien, sondern sind aus Reihen von feinsten Körnchen gebildet. . . . Die Zellplatte bleibt während der zweiten Teilung unverändert. Gleichzeitig mit der Anlegung von Zellplatten auch in den beiden Verbindungsspindeln zwischen den Enkelkernen setzt auch ein Teil der ausstrahlenden Kinoplasmafaser an die alte Zellplatte an und die kann jetzt weiter wachsen.“ In neuester Zeit wurden diese Befunde an *Hemerocallis fulva* von YAMAHA (1926) insofern bestätigt, als auch dieser feststellte, daß die zwischen den primären Kernen angelegte Zellplatte nicht bis zur Mutterzellwand ausgebaut wird, solange nicht die homöotypische Teilung vollendet ist. Nach YAMAHA ist diese unvollständige, freischwebende Trennungsschicht plasmatischer Natur im Gegensatz zu der aus Kallose bestehenden Mutterzellwand. Im Anschluß an die homöotypischen Teilungen werden zwischen den Tochterkernen neue Zellplatten gebildet und nun wird erst die Tetradenzellteilung vollendet. YAMAHA vermutet jedoch, daß der Anschluß der Zellplatten an die Mutterzellwand in anderer Weise vor sich geht als sie JUEL beschrieben hat, nämlich in der Weise, daß von der Mutterzellwand ausgehende Leistenbildung die Zellteilung vollendet.

Diese Befunde an *Hemerocallis* sind zunächst deshalb von Interesse, weil sie als Übergang zwischen sukzessiver und simultaner Wandbildung aufgefaßt werden können. Ferner ist hervorzuheben, daß die Art der Wandbildung hier durch die Bezeichnung Zellplattenbildung nicht ausreichend charakterisiert ist. Wenn wir der Darstellung YAMAHAS folgen, bildet *Hemerocallis* auch insofern einen Übergangstypus, als sie Eigentümlichkeiten beider Hauptkategorien YAMAHAS, nämlich der „Zytokinese durch Hautschichtneubildung“ und der „Zytokinese durch Hautschichteinfaltung (Membranleistentyp)“ vereinigt. Es erhebt sich damit die Frage, ob überhaupt unter den Angiospermen mit sukzessiver Pollenzellteilung ein vollkommen reiner Fall der ersteren Kategorie vorkommt. Ein sicheres Urteil haben wir diesbezüglich nicht, weil das genauere Studium der Wandbildung bei sukzessiver Tetradenteilung im Vergleich zu dem bei simultaner Teilung vernachlässigt erscheint. Ziemlich ähnlich wie *Hemerocallis* dürfte sich vielleicht *Flagellaria indica* verhalten, bei welcher Pflanze nach PALM (1920) bisweilen „die erste Teilung noch nicht völlig durchgeführt ist, bevor die homöotypische Platte schon sichtbar ist“. Hier kann ferner die eine alte Angabe ZALESKIS (1882) angeführt werden, die einen richtigen Kern enthalten dürfte. Nach diesem Autor wird bei der Teilung der Pollenmutterzellen von Liliaceen „die Querwand nie unmittelbar aus der Zellplatte gebildet; erst wenn diese mit der Wand der Mutterzelle in Berührung kommt, bildet sich aus dieser letzteren in Berührung mit der ersteren eine dünne, scharfe

Leiste ringsum, welche in die Ebene der Zellplatte rasch hineinwächst, indem sie mit ihr verschmilzt und, wie es scheint, dieselbe zur Ausbildung der Scheidewand, wenn auch nicht ganz, verbraucht. Man muß sich viel Mühe geben, um Zustände zu finden, in welchen die äußere Partie der Zellplatte aus Zellulose und das Zentrum derselben aus körnigem (Protoplasma) Stoffe besteht“.

Die Richtung, in der beim sukzessiven Typus die im Anschluß an die homöotypische Teilung entstehenden Wände angelegt werden, unterliegt einigen Schwankungen. Sind die beiden homöotypischen Spindeln parallel zueinander und zu der heterotypischen Wand, so liegen die beiden homöotypischen Wände senkrecht auf dieser und in einer Ebene. Diese Teilungsrichtungen, die zur Bildung von vier in einer Ebene liegenden Mikrosporen führen, dürften den bei sukzedaner Wandbildung vorherrschenden Fall bilden. Wenn die beiden homöotypischen Spindeln wohl parallel zu der heterotypischen Wand, aber senkrecht zueinander stehen, so kommt eine tetraëdrische Lagerung der Mikrosporen zustande. Es kommt aber auch vor, daß eine oder beide homöotypischen Spindeln senkrecht auf die heterotypische Wand gestellt sind; dann liegt dieser eine homöotypische Wand oder beide parallel. Wir können mit GOEBEL (1923, S. 1705) annehmen, daß mindestens die letztgenannten Variationen mit der Gestalt der Pollenmutterzelle und weiterhin mit den Raumverhältnissen in den Antheren zusammenhängen. Vgl. auch die diesbezüglichen Angaben über *Apocynum androsaemifolium* bei FRYE und BLODGETT und Abb. 3, Fig. 4—9. Über die Frage, inwieweit die Richtung der Wände dem SACHSSchen Gesetz von der rechtwinkeligen Schneidung folgt, vgl. die Ausführungen bei SUESSENGUTH (1919) und die dort angegebene Literatur.

Eine besondere Erwähnung verdient in diesem Zusammenhange auch die Teilung der langgestreckten Pollenmutterzellen von *Zostera marina*, die nach ROSENBERG (1901b) zur Zeit der heterotypischen Teilung eine Länge von 450 μ erreichen. Es wird anschließend an diesen Teilungsschritt eine Zellplatte in der Längsrichtung gebildet. Wenn die Zellplatte eine bestimmte Größe erreicht hat, kommen die Spindelfasern ganz aus dem Bereiche der beiden Tochterkerne und setzen die Wandbildung unabhängig von diesen fort. Auch die beiden homöotypischen Zellplatten werden parallel zur ersten angelegt.

Während in dem Falle der sukzessiven Wandbildung innerhalb der Pollenmutterzelle jedenfalls die Hautschichtneubildung durch Zellplatten die Hauptrolle bei der Zellteilung spielt, scheint nach den neueren Untersuchungen bei der simultanen Teilung die Wandbildung auf andere Weise zustande zu kommen. Diese Ansicht wurde übrigens schon von HOFMEISTER (1861) vertreten, der im Anschluß an das früher (S. 5) angeführte Zitat sich folgendermaßen ausspricht: „Die Scheidewände, welche die Pollenmutterzellen teilen, erscheinen bei allen von mir untersuchten Monokotyledonen beim ersten Sichtbarwerden schon als gleichmäßig dünne, von der einen Innenfläche der Haut ohne Unterbrechung quer durch die Zelle zur anderen gespannte zarte Membran. Das allmähliche Wachsen der Scheidewand von der Innenfläche der Mutterzellmembran bis zu ihrem Mittelpunkt hin, wie es bei Dikotyledonen, namentlich bei Malvaceen unzweifelhaft festgestellt ist, vermochte ich bei keiner

monokotyledonen Pflanze zu beobachten.“ Übereinstimmend — also zentripetale Wandbildung bei Dikotyledonen und zentrifugale bei Monokotyledonen — äußert sich HOFMEISTER auch in seinem 1867 erschienenen Buche: Die Lehre von der Pflanzenzelle; bezüglich der Dikotyledonen berichtet er darin über seine Beobachtungen an *Althaea rosea*, Passifloraceae und Cucurbitaceae und gibt Vierteilung durch zentripetale Wandbildung an. Er ergänzte seine Erfahrungen an lebendem Materiale durch Reagentienwirkung, indem er den Zellinhalt von der Wand durch Plasmolyse trennte und nach Auflösung der Wand die Einschnüpfungsfurche in der Plasmahaut beobachtete. Auch SACHS (1874), der in seinem Buche die simultane Pollenbildung von *Tropaeolum minus* darstellte, bildet Stadien mit zentripetaler Wandbildung ab. Er nimmt aber an, daß die heterotypische Zellplatte resorbiert und dann nach der homöotypischen Teilung neue Zellplatten gebildet werden. Trotz dieser Darstellung blieb jedoch die Beschreibung, die STRASBURGER (1875) für die Zellteilung der Pollenmutterzelle von Dikotyledonen gab, für die folgende Zeit maßgebend und ging trotz ihrer Unklarheit in verschiedene Lehrbücher über. STRASBURGER sah bei *Tropaeolum maius* und *Cucumis* nach der heterotypischen Teilung eine Zellplatte durch im Äquator der ausgespannten Fäden gebildete Verdickungen angedeutet. „Es bleibt aber zunächst bei dieser Andeutung und die beiden eben gebildeten Schwesterkerne teilen sich sofort abermals in sich kreuzenden Ebenen. Die vier neuen Zellkerne treten in Wechselwirkung und nehmen daher in der annähernd kugeligen Protoplasamasse eine tetraëdrische Lage ein. Die Wechselwirkung der vier Kerne wird durch die angedeutete primäre Zellplatte nicht verhindert, vielmehr diese Zellplatte selbst in vier kreisquadrantische Stücke zerbrochen; zu diesen vier Platten werden noch zwei ihnen gleiche hinzugefügt: als neue Zellplatten zwischen je zwei zuletzt entstandenen Schwesterkernen . . . Die sechs Zellplatten von *Tropaeolum* zeigen alsbald den gleichen Entwicklungszustand, ist dieser aber erreicht, so sieht man, den Zellplatten entsprechend, leistenförmige Vorsprünge an der stark verdickten gemeinsamen Mutterzellwand auftreten. Ich glaube, ihrer Bildung geht eine Kontraktion der Zellplatten voraus, welche eine schwache Einschnürung der jungen Tetrade an den Teilungsstellen veranlaßt . . . Die Bildung der eigentlichen Trennungswände der Tetrade folgt erst jetzt durch Ausscheidung von Zellstoff zwischen je zwei aus den Zellplatten sich sondernden Hautschichten. Sie erfolgt simultan, und die gebildeten Wände setzen mit ihrem Außenrande an die vorher entstandenen leistenförmigen Vorsprünge der Mutterzellwand an“. Diese Darstellung blieb, wie erwähnt, für die Folgezeit maßgebend und wurde von STRASBURGER selbst und anderen Autoren wiederholt wiedergegeben, wobei man denjenigen Teil wegließ, der von dem Zerbrechen der primären Zellplatte in vier Quadranten und der Neubildung zweier neuer Quadranten handelt, wohl deshalb, weil er recht unwahrscheinlich schien.

Wenn auch in einigen Arbeiten, die nach der Untersuchung STRASBURGERS erschienen sind, widersprechende Angaben vorgebracht wurden, bedeuten doch erst die Untersuchungen C. H. FARRS den Wendepunkt, der die Klarstellung der Frage über die Wandbildung bei der Tetradenteilung anbahnt. Bei *Nicotiana* (C. H. FARR 1916) ist in frühen präsynaptischen Stadien die Wand der Pollenmutterzelle kaum mehr

verdickt als die der vegetativen Zellen, nur an den Ecken sind Verdickungen wahrzunehmen, so daß eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Kollenchymgewebe zustande kommt (Abb. 2, Fig. 1). Während der Synapsis und später nimmt die Dicke der Wand bedeutend zu (Fig. 2), jedoch nicht ganz gleichmäßig. Die Verdickung beginnt nämlich an den Enden der meist deutlich in einer Richtung stärker ausgedehnten Zelle und umfaßt in späteren Stadien ein immer größeres Gebiet der Zellwand (Fig. 3). Zur Zeit der Telophase der heterotypischen Teilung ist die Verdickung gleichmäßig, so daß es schwer ist, die ursprüngliche Längsstreckung der Pollenmutterzelle festzustellen. Die homöotypische Teilung findet in zwei aufeinander meist rechtwinkelig gestellten Richtungen statt, doch kann auch der Winkel kleiner sein. Nach der Reorganisation der Tochterkerne sind in lebendem Materiale einige zentrale Spindelfasern allerdings schwer wahrzunehmen. Im Zytoplasma, das im lebenden Zustande körnig erscheint, treten nur ganz vereinzelt deutliche Granulareihen zwischen zwei Kernen auf (Fig. 4), doch kann keine Beziehung zur Zellteilung festgestellt werden. Nach der homöotypischen Teilung nimmt der Protoplast kugelige Gestalt an und dieselbe Form hat auch die ihm anliegende Innenfläche der Zellwand, während die äußere Fläche derselben eine ganz andere Gestalt haben kann, auch in der aus dem Zellverbände gelösten lebenden Zelle, ein Umstand, der auf die verschiedene Viskosität der inneren und der äußeren Fläche hinweist. Nachdem die vier Tochterkerne völlig ausgebildet sind, nehmen sie immer tetraëdrische Stellung zueinander an und zwar liegen sie in der Nähe der Wand, d. i. diejenige Stellung, die vier Körper in einer Kugel einnehmen müssen, wenn sie soweit als möglich voneinander entfernt sein sollen. Der Beginn des Zellteilungsvorganges wird durch eine Gestaltänderung des Protoplasten eingeleitet. Die ursprüngliche Kugelgestalt erfährt an vier Seiten eine Abflachung, so daß ein Tetraëder mit abgerundeten Ecken und Kanten entsteht. Jede der vier Flächen desselben liegt zu einer durch je drei Kerne bestimmten Ebene parallel. In der Mitte einer jeden Fläche tritt weiterhin eine Vertiefung auf und jede der vier Vertiefungen ist mit jeder der anderen durch eine Furche verbunden, welche die Kante des Tetraëders durchschneidet (Fig. 5—7). Diese Furchung faßt FARR als eine Lebenserscheinung der Hautschicht des Protoplasten auf. Die Zellwand ist passiv an der Gestaltänderung beteiligt. Sie behält jedoch ihre Form auch dann bei, nachdem Plasmo-lyse den turgeszenten Protoplasten von ihr abgelöst hat. Bei dem weiteren Fortschreiten des Teilungsvorganges zeigt sich, daß die Furchung der Hautschicht und das mit dieser verbundene Hineinwachsen der Mutterzellwand gegen den Mittelpunkt zu nicht überall gleich schnell vor sich geht. Die schon vorhin genannten Mittelpunkte der Tetraëderflächen sind gegenüber den sie verbindenden sechs Furchen begünstigt, so daß vier gegen den Mittelpunkt der Pollenmutterzelle gerichtete Zapfen entstehen, die sich schließlich in der Mitte vereinigen (Fig. 7). Es besitzt in diesem Augenblicke der Protoplast eine eigentümliche Gestalt: vier Protoplasamassen, jede mit einem Kern, alle untereinander durch insgesamt sechs Brücken von Zytoplasma verbunden. Da diese Brücken nicht gleichzeitig bei dem weiteren Fortschreiten des Furchungsvorganges abgeschnürt werden, kommen knapp vor dem Abschluß der Zellteilung solche Bilder zustande, wie sie in den Figuren 8—11 dar-

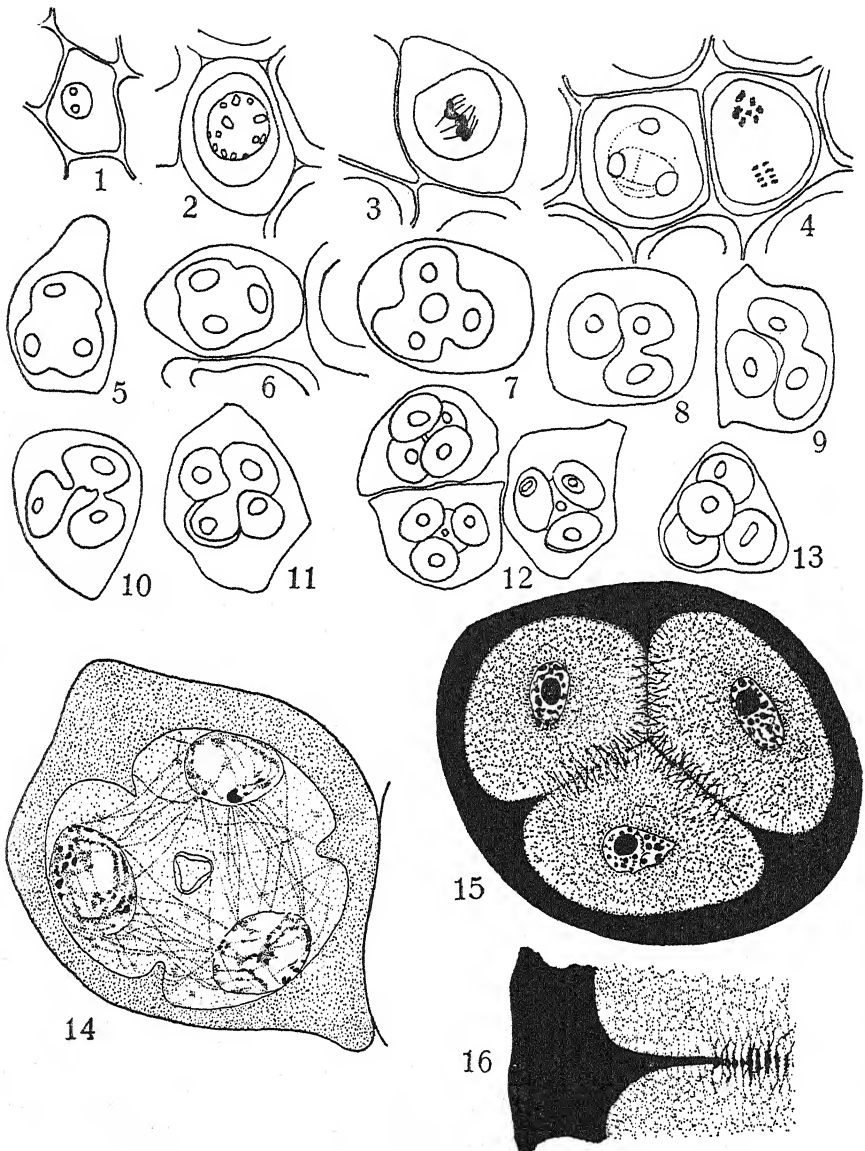


Abb. 2. Fig. 1—13. Teilung der Pollenmutterzellen von *Nicotiana* nach Beobachtungen an lebendem Materiale. — Fig. 1. Pollenmutterzelle vor der Synapsis. — Fig. 2. Diakinese; Wand verdickt. — Fig. 3. Metaphase. — Fig. 4. Anaphase und Telophase der homöotypischen Teilung. — Fig. 5, 6. Beginn der Furchung. — Fig. 7. Die Furchen haben die Mitte der Zelle erreicht. — Fig. 8—11. Spätere Furchungsstadien. — Fig. 12. Teilung vollendet. — Fig. 13. Ebenso; die Mikrosporen kugelig geworden. — Fig. 14. Pollenmutterzelle von *Nicotiana* in Teilung durch Furchung, dargestellt nach fixiertem Material; entspricht etwa dem in Fig. 7 dargestellten Stadium. — Fig. 15 und 16. Teilung und Wandbildung in der Pollenmutterzelle von *Cucurbita maxima*. — Fig. 1—14 nach C. H. FARR, Fig. 15 und 16 nach CASTETTER. Vergr.: Fig. 1—13 1000 fach, Fig. 14 1875 fach, Fig. 15 950 fach, Fig. 16 2800 fach.

gestellt sind. Nach Beendigung des Furchungsprozesses besitzen die vier Zellen zunächst elliptische Gestalt (Fig. 12), die allmählich in die kugelige übergeht (Fig. 13). Während dieser Gestaltveränderung nimmt die Dicke der Mutterzellwand ab, wie FARR vermutet, durch Auflösung der inneren Schichten derselben.

Dies sind die bei der Untersuchung lebenden Materiales gemachten Feststellungen, die FARR an fixiertem bestätigen und erweitern konnte. An solchem läßt sich feststellen, daß die Kernteilungsspindel nach der heterotypischen Teilung von Fasern gebildet wird, die von einem Kern zum andern ohne Unterbrechung verlaufen und gegen ihre Enden zu dünner werden, daß aber keine Zellplatte auftritt. Zur Zeit der Metaphase der homöotypischen Teilung ist die heterotypische Spindel vollkommen verschwunden. Wenn die Tochterkerne nach dem zweiten Teilungsschritt vollkommen reorganisiert sind, erscheinen alle vier durch Spindeln verbunden. Es sind also im ganzen sechs Spindeln aus dem Zytoplasma gebildet worden. Entweder wurden die beiden homöotypischen Spindeln aufgelöst und sechs neue gebildet oder es werden zu jenen vier neue, von gleicher Beschaffenheit angelegt. FARR vermutet den letzteren Vorgang. Auf keine Weise aber kann man aus der Beschaffenheit der sechs Spindeln oder aus irgend einem anderen Anzeichen erkennen, welche der vier Kerne Schwesterkerne sind. Auch an diesen Spindelfasern wird keine Zellplatte angelegt (vgl. Abb. 2, Fig. 14). Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß eine gewisse Beziehung der zytoplasmatischen Fasern zu der mit der Furchung verbundenen Vergrößerung der Hautschicht besteht, worauf die Tatsache hinweist, daß gewisse Spindelfasern vom Kern zur Membran hinziehen. „It seems not improbable that in *Nicotiana* also the spindle fibers are in part transformed into the plasma membrane. It is not, however, by any means proved that this is the only source of new plasma membrane material; but it is not surprising to find that here as well as in the cases where the cell-plate is the precursor of the plasma membrane, we may have the origin of that membrane from the fibers (kinoplasma) of the cell. As evidence accumulates it seems more and more likely that this kinoplasmic material arises from the region of the nucleus; this is then only further evidence that the material of the plasma membrane has its primary origin in the nucleus of the cell.“

Daß die Wand der Pollenmutterzelle eine Reihe von Veränderungen während der Zellteilung durchmacht, wurde bereits erwähnt. Sie zeigt auch während der stärksten Verdickung bei *Nicotiana* keine Schichtung oder erkennbare Differenzierung. FARR äußert sich dahin, daß ihre Verdickung auf einer Quellung der sekundären Schichten beruht. Gegenüber den Wänden der höheren Pflanzen im allgemeinen zeigen die Wände, die bei der Zellteilung der Pollenmutterzelle entstehen, einen beachtenswerten Unterschied. Während nämlich bei der Zellteilung im allgemeinen die Mutterzelle nach der Mitose bestehen bleibt und an der Wandbildung der Tochterzellen teilnimmt, wird hier die Mutterzellwand vollkommen aufgelöst. „It does not seem illogical to conclude that the thickening of this mothercell-wall is in the nature of an increase in colloidal dispersity of the substance of the wall, which process continues, and ultimately leads to such extreme dispersity that an entire dissolution of the mothercell-wall ensues.“

Der etwas ausführlichen Betrachtung des Zellteilungsvorganges, wie er sich nach C. H. FARR bei *Nicotiana* vollzieht, soll zunächst eine kurze vergleichende Darstellung der Befunde anderer neuerer Autoren folgen, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben. Die Hauptsache in der Frage ist natürlich die, ob bei den Dikotyledonen mit simultaner Teilung der Pollenmutterzelle im allgemeinen die Wandbildung von Zellplatten ausgeht, die sich zentrifugal erweitern, oder ob sie durch einen Furchungsvorgang von außen nach innen vor sich geht. FARR selbst hat die ihm bekannte Literatur einer eingehenden Betrachtung unterzogen, als deren Ergebnis er feststellt, daß eigentlich nirgends die zentrifugale Wandbildung bei simultaner Entstehung des Pollens ganz zweifellos feststeht, dagegen doch eine größere Anzahl von Beschreibungen und Abbildungen vorliegen, die als Belege für einen Furchungsvorgang dienen können. Die folgende Aufzählung der in der Literatur angeführten Fälle von Pollenzellbildung durch Furchung hat die von C. H. FARR gebrachte Liste zur Grundlage. Weggelassen wurden von dieser einige zweifelhafte Angaben und ergänzt wurde sie vor allem durch die seither veröffentlichten Befunde, vor allem diejenigen YAMAHAS (1926).

Cannabaceae.

Cannabis sativa

MAC PHEE 1924

Saururaceae.

Houttuynia cordata

SHIBATA und MIYAKE 1908

Polygonaceae.

Polygonum Savatieri

SUGIURA 1925b

Fagopyrum esculentum

STEVENS 1912b

Rumex acetosa

SINOTO 1924

Chenopodiaceae.

Beta vulgaris

SUGIURA 1925a

Phytolaccaceae.

Phytolacca decandra

LEWIS 1905

Nyctaginaceae.

Mirabilis

YAMAHA 1926

Caryophyllaceae.

Melandrium noctiflorum

SCHÜRHOFF 1925b

Hamamelidaceae.

Hamamelis

SHOEMAKER 1905

Magnoliaceae.

Magnolia Yulan, Soulangeana

GUIGNARD 1897, 1898

" *virginiana*

MANEVAL 1914

" *obovata*

ANDREWS 1902

" *tripetala* u.a. Formen

C. H. FARR 1918

" *Kobus*

YAMAHA 1926

" *purpurea, Yulan*

TSCHISTIAKOFF 1875

Liriodendron tulipifera

ANDREWS 1902, MANEVAL 1914

Anonaceae.

Anona cherimolia

SAMUELSSON 1914

Calycanthaceae.

Calycanthus occidentalis

LONGO 1900

Chimonanthus fragrans

" 1900

Ranunculaceae.	
<i>Ranunculus</i>	YAMAHA 1926
Nymphaeaceae.	
<i>Nelumbo lutea</i>	C. H. FARR 1922b
Sarraceniaceae.	
<i>Sarracenia</i> sp. sp.	NICHOLS 1909
Papaveraceae.	
<i>Macleya</i>	YAMAHA 1926
Cruciferae.	
<i>Hesperis matronalis</i>	BARANETZKY 1880
<i>Brassica</i>	YAMAHA 1926
<i>Capsella</i>	YAMAHA 1926
<i>Cardamine</i>	SCHWARZENBACH 1922
Droseraceae.	
<i>Drosera</i>	LEVINE 1916
Caricaceae.	
<i>Carica</i>	SUGIURA 1925b
Passifloraceae.	
<i>Passiflora alata</i>	HOFMEISTER 1867, S. 110
Saxifragaceae.	
<i>Parnassia palustris</i>	PACE 1912, Fig. 54
Rosaceae.	
<i>Prunus</i> sp. sp.	DORSEY 1919
Mimosaceae.	
<i>Acacia</i> sp.	ROSANOFF 1865
Papilionaceae.	
<i>Melilotus albus</i>	CASTETTER 1925
<i>Lathyrus odoratus</i>	BARANETZKY 1880, LATTER 1925, 1926
<i>Phaseolus vulgaris</i>	WEINSTEIN 1926
<i>Vicia</i>	FRASER 1914
<i>Trifolium</i>	BLEIER 1925
<i>Pisum sativum</i>	BARANETZKY 1880
<i>Ulex europaeus</i>	YAMAHA 1926
Thymelaeaceae.	
<i>Daphne odora</i>	OSAWA 1913a, YAMAHA 1926
Oenotheraceae.	
<i>Oenothera longiflora</i>	BEER 1906
" <i>Lamarckiana</i>	SINOTO 1920
" <i>Franciscana</i>	CLELAND 1924
" sp.	YAMAHA 1926
<i>Godelia amoena</i> × <i>Whitneyi</i>	HÅKANSSON 1925
Malvaceae.	
<i>Althaea</i> sp.	HOFMEISTER 1867, S. 110
" <i>rosea</i>	SACHS 1874, S. 536
" sp.	YAMAHA 1926
<i>Gossypium</i> sp.	CANNON 1903a
" <i>barbadense</i>	DENHAM 1924

- Tropaeolaceae.
Tropaeolum minus SACHS 1874, C. H. FARR 1916
 " *majus* SUGIURA 1925a
- Umbelliferae.
 „Wahrscheinlich in der ganzen Familie“ HÅKANSSON 1923
- Primulaceae.
Primula floribunda DIGBY 1912, S. 369
 " sp. C. H. FARR 1916, SUGIURA 1925b
- Convolvulaceae.
Convolvulus sp. WIMMEL 1850
Ipomoea tricolor BARANETZKY 1880
Quamoclit YAMAHA 1926
- Polemoniaceae.
Cobaea scandens W. K. FARR 1920
- Nolanaceae.
Nolana atriplicifolia CAMPIN 1925
 " *prostrata* " 1925
- Solanaceae.
Solandra grandiflora CAMPIN 1924
Solanum tuberosum YOUNG 1923
Nicotiana C. H. FARR 1916
Datura YAMAHA 1926
- Scrophulariaceae.
Digitalis purpurea YAMAHA 1926
Lathraea clandestina GATES 1925
 Celsia- und Verbascum-Arten HÅKANSSON 1926
- Caprifoliaceae.
Sambucus YAMAHA 1926
- Rubiaceae.
Houstonia coerulea STEVENS 1912b
- Valerianaceae.
Patrinia YAMAHA 1926
- Dipsacaceae.
Scabiosa YAMAHA 1926
- Cucurbitaceae.
Cucurbita maxima CASTETTER 1926 (Abb. 2, Fig. 15, 16)
Momordica YAMAHA 1926
- Campanulaceae.
Campanula trachelium YAMAHA 1926
Adenophora " 1926
- Compositae.
Erigeron glabellus CARANO 1921
Aster YAMAHA 1926
 Chrysanthemum-Arten TAHARA 1915a, 1921, C. H. FARR 1916
Ambrosia C. H. FARR 1916
Helianthus " " " 1916
Cosmos YAMAHA 1926
Dahlia " 1926

<i>Tagetes</i>	YAMAHA 1926
<i>Lactuca sativa</i>	GATES 1920, GATES und REES 1921
<i>Cirsium</i>	YAMAHA 1926
<i>Leontodon autumnalis</i>	K. MEYER 1925a
<i>Taraxacum</i>	OSAWA 1913b
<i>Crepis taraxacifolia</i>	BEER 1912, Fig. 56—58
„ <i>virens</i>	DIGBY 1914, Fig. 95, 96
Iridaceae.	
<i>Iris</i> sp. sp.	HOFMEISTER 1867, S. 106
<i>Sisyrinchium Bushii</i>	C. H. FARR 1922a

Dieses Verzeichnis, das speziell durch die Anregung, die von C. H. FARRS (1916) Untersuchung ausgegangen ist, stark gewachsen ist, zeigt, daß in etwa 80 Gattungen der verschiedensten systematischen Stellung die Teilung der Pollenmutterzellen durch Furchung beschrieben ist. Es scheint sehr wahrscheinlich, daß simultane Zellteilung überhaupt mit diesem Zellteilungsvorgang verknüpft ist. Daß diesem eine weitere Verbreitung zukommen dürfte, wurde übrigens schon von TAHARA (1921) geäußert, der den Ausdruck Rhodophyceen-Typus gebraucht, während englische Forscher von „cleavage“ sprechen. In dem System der Wandbildungsarten, welches YAMAHA aufstellt, gehört die in Rede stehende Art der Pollenzellteilung zum Membranleistentypus, der wieder ein spezieller Fall der „Zytokinese mit Hautschichteinfaltung“ ist.

Die Liste, die im vorigen gebracht wurde, darf jedoch nicht zu der Annahme verleiten, daß etwa sämtliche Autoren genau dieselben Verhältnisse bei der Pollenzellteilung angetroffen haben, wie sie früher an der Hand von *Nicotiana* geschildert wurden. Die Differenzen, die entweder auf den Unterschieden des Materiales oder der verschiedenen Deutung der Beobachter beruhen, sollen folgende Beispiele beleuchten. Nach LATTER (1925, 1926) wird bei *Lathyrus* zwischen den heterotypischen Tochterkernen eine Zellplatte angelegt, die während der homöotypischen Teilung wieder verschwindet. Genau dasselbe sahen GATES und REES (1921) bei *Lactuca sativa*, OVERTON (1905, Taf. VII, Fig. 70) bei *Podophyllum peltatum*, SUESSENGUTH (1919, S. 1) bei *Delphinium* und *Peperomia*, LUBIMENKO und MAIGE bei *Nymphaea* usw. YAMAHA (1926) gibt das Auftreten einer transitorischen Zellplatte bei einer ganzen Anzahl von Gattungen an, bei den Orchidaceen *Bletilla*, *Spiranthes*, ferner bei *Ranunculus*, *Macleya*, *Capsella*, *Althaea*, *Sambucus*, *Patrinia*, *Daphne* und *Ulex* und vermutet, daß dieses Stadium recht schnell vorübergehen dürfte. Nach STRASBURGER ist überhaupt das Auftreten einer transitorischen Zellplatte nach der heterotypischen Teilung bei simultaner Pollenbildung die Regel. Dagegen fand CASTETTER (1925) zu keinem Zeitpunkt bei der Teilung der Pollenmutterzellen von *Melilotus alba* Zellplatten zwischen den Kernen; er beschreibt aber, daß im Plasma zwischen den Tetradenkernen Vakuolen auftreten, wenn die zentripetal gerichtete Furchenbildung beginnt. Während der frühen Entwicklungsstadien besteht die Wand der Pollenmutterzelle aus Kallose¹⁾ und dieser

¹⁾ Über das Vorkommen von Kallose in den Pollenmutterzellwänden vgl. VAN WISSELINGH in Bd. III, 2 dieses Handbuches, S. 64. Andere Stoffe, die für die Ablösung der Mikrosporen aus dem Zellverbände Bedeutung haben, sind vor allem Pektose. Vgl. im übrigen die Angaben bei MANGIN 1889b, TISCHLER (1908), BEER (1911), YAMAHA (1926).

Stoff wird auch in die Furchen und beim Vordringen derselben auch in die genannten Vakuolen abgelagert. Auch bei *Cucurbita maxima* treten nach CASTETTER (1926) transitorische Zellplatten auf, und zwar sowohl nach der heterotypischen als auch nach der homöotypischen Teilung; die Vierteilung der Pollenmutterzelle findet so ähnlich wie bei *Melilotus* statt, nämlich einerseits durch Anlagerung von Kallose auf der Innenseite der Mutterzellwand, außerdem durch Verdickung von Zytoplasmafasern, die zwischen den Kernen erscheinen. Diese Zytoplasmafasern haben mit Spindelfasern nichts zu tun, sie reichen auch nicht von einem Kerne zum andern (vgl. Abb. 2, Fig. 15, 16). Dadurch, daß sich die Leisten auf der Innenseite der Mutterzellwand mit den Verdickungen der Fasern vereinigen, entsteht die Zellwand. Bei *Cucurbita* tritt übrigens auch nach dem genannten Autor eine Differenzierung der Mutterzellwand auf, indem nach der heterotypischen Teilung innerhalb der ursprünglich vorhandenen eine dichtere, stärker lichtbrechende Spezialwand gebildet wird. Die Bildung einer solchen beschreibt auch GATES (1925) bei *Lathraea clandestina*, und zwar soll sie eine Ausscheidung aus dem Zytoplasma sein. An vier gleich weit voneinander entfernten Punkten der Innenseite dieser Spezialwand treten nun keilförmige Verdickungen auf, die in das Zytoplasma eindringen. In diesem Stadium können Spindelfasern zwischen den vier Kernen vorhanden sein oder fehlen; wenn Zellplatten auftreten, verschwinden sie wieder (vgl. dagegen YAMAHA 1926).

Das Gesamtbild, das sich aus den bisherigen Ergebnissen über die Art der Wandbildung bei simultaner Zellbildung herausheben läßt, ist etwa folgendes. Zellplatten können nach der heterotypischen, aber bisweilen auch nach der homöotypischen Kernteilung auftreten, sie sind jedoch vorübergehend und haben mit der Wandbildung nichts zu tun¹⁾. Diese geht in der Hauptsache durch Furchung vor sich, die zentripetal nach innen zu fortschreitet. In manchen Fällen werden aber auch außerdem im Zytoplasma Membranstoffe abgeschieden, die sich später mit den in den Furchen abgelagerten zu einer einheitlichen Wand vereinigen. Es erscheint wahrscheinlich, daß simultane Pollenzellbildung im allgemeinen mit der Wandbildung durch Furchung verknüpft ist, während bei der sukzedanen Zellplatten die Wände anlegen.

Die Anordnung der Mikrosporen, die bei simultaner Zellbildung zustande kommt, ist im allgemeinen die tetraëdrische. Doch ist der Zusammenhang kein unbedingter. Insbesondere dürfen wir aus dem Fehlen einer tetraëdrischen Anordnung nicht den Schluß ziehen, daß sie auf dem Wege sukzedaner Zellbildung zustande gekommen sei. Dies zeigen z. B. die Orchidaceae, bei denen simultane Zellbildung allgemein vorkommt. Über die Art der Wandbildung ist hier leider nichts Sicheres bekannt; eine Beobachtung über zentripetal fortschreitende Furchung liegt wenigstens nicht vor. Die Richtung der homöotypischen Spindeln ist eine sehr variable und daher herrscht auch in der Anordnung der Tetradenzellen eine ähnliche Variabilität, wie in einzelnen Fällen nach sukzedaner Wandbildung beobachtet ist (vgl. S. 18); es hängt diese Erscheinung auch hier augenscheinlich von den Raumverhältnissen ab. Es

¹⁾ In der allerneuesten Literatur hat nur HÄKANSSON (1921) für *Schizocapsa plantaginea* die Teilung der Pollenmutterzelle in die vier Pollenzellen durch Zellplatten beschrieben. Vielleicht liegt aber dasselbe Verhalten wie bei *Cucurbita maxima* vor.

kommt bei den Orchidaceae, gleichgültig ob Tetraden, Massulae oder Pollinien gebildet werden, nicht zu einem Freiwerden der Pollenmutterzellen, und daher ist auch deren Gestalt von der Umgebung abhängig. Beispiele für die unregelmäßige Anordnung der Tetraden liefert *Neottia* nach GOEBEL (1880) und *Himantoglossum* nach K. HEUSSER (1914). Vgl. auch die Ausführungen bei SUESSENGUTH (1919, S. 8ff.).

Eine besondere Besprechung unter denjenigen Pflanzen, deren Pollenmutterzellen sich durch Furchung teilen, verlangen die Verhältnisse, wie sie bei *Magnolia* und einigen verwandten Gattungen bekannt geworden sind. GUIGNARD (1897) brachte zunächst einige Abbildungen über die Pollenzellbildung von *Magnolia* und im Jahre darauf (GUIGNARD 1898) eine ausführliche Beschreibung dieses Vorganges, mit dem sich in neuerer Zeit auch MANEVAL (1914) und C. H. FARR (1918) befaßt haben. Charakteristisch für *Magnolia* ist zunächst die Lage der vier in der ungeteilten Pollenmutterzelle liegenden Mikrosporenkerne. FARR, der bei *Magnolia tripetala* darüber genauere Zählungen vorgenommen hat, fand, daß zunächst die sonst so häufige tetraëdrische Anordnung der vier Kerne in seinem Materiale überhaupt nicht, also mindestens außerordentlich selten vorkommt; ungefähr die Hälfte der Pollenmutterzellen hatte die „dekussate“ Stellung, die durch rechtwinklige Stellung der beiden homöotypischen Spindeln in einer Ebene zustande kommt; etwa ein Viertel hatte „quadratische“ Stellung und ein Viertel eine Stellung, die zwischen der quadratischen und der dekussaten in der Mitte lag. Nach der heterotypischen Kernteilung entsteht eine Furche, die heterotypische Furche, in der Ebene zwischen den beiden Dyadenkernen und wächst ein Stück weit gegen die Mitte. Ihr Vordringen erscheint jedoch aufgehalten, wenn die homöotypische Teilung beginnt. In diesem Stadium zeigt der Protoplast der Pollenmutterzelle eine Gestalt, welche GUIGNARD mit *Cosmarium* verglichen hat. Erst nach Vollendung der homöotypischen Kernteilung wird die Bildung der heterotypischen Furche fortgesetzt und die — wenigstens bei quadratischer Kernstellung — senkrecht dazu liegende homöotypische Furche dazu angelegt. Das Wachstum der letzteren geht nach FARR etwas schneller vor sich, so daß meist eine gleichzeitige Vierteilung zustande kommt. Was die Kernteilung anbelangt, so stimmen GUIGNARD und FARR darin überein, daß nur im Äquator der heterotypischen Spindel Vorbereitungen zur Bildung einer Zellplatte getroffen werden und daß alle vier Mikrosporenkerne nach Vollendung der heterotypischen Teilung durch Spindeln verbunden sind. Die Beschaffenheit der Mutterzellwand zeigt dieselben Verhältnisse, wie sie bei *Nicotiana* beschrieben worden sind.

Diese Modifikation der simultanen Pollenbildung, die außer bei einigen *Magnolia*-Arten auch noch bei *Liriodendron* (MANEVAL 1914) und *Anona cherimolia* (SAMUELSSON 1914; vgl. Abb. 3, Fig. 10, 11)), als Ausnahmefall bei *Tropaeolum majus* (SUGIURA 1925a) beobachtet ist¹⁾, erscheint in mehrfacher Hinsicht beachtenswert. Schon GUIGNARD (1898) betrachtet

¹⁾ Vielleicht auch als Ausnahmefall bei *Pisum*, *Lathyrus*, *Hesperis*, *Ipomoea* nach BARANETZKY (1880); denn bei diesen Pflanzen kann das „vierkernige Stadium der Pollenmutterzellen ohne Zellplatten ziemlich lange dauern Merkwürdig ist dabei, daß die leistenförmigen Verdickungen der Zellwand, welche den künftigen Scheidewänden entsprechen, gewöhnlich schon sehr frühzeitig, manchmal selbst vor vollendeter erster Teilung des Kernes angelegt werden.“

sie als eine Eigentümlichkeit, die eine Verbindung zwischen den bei den Monokotyledonen und den Dikotyledonen vorherrschenden Entwicklungsweisen herstellt, und in ähnlicher Weise betont SAMUELSSON (1914) ihr Vorkommen gerade innerhalb der Polycarpicae, bei welchen vielfach Anklänge an die Monokotyledonen zu finden sind. Es ist klar, daß diese

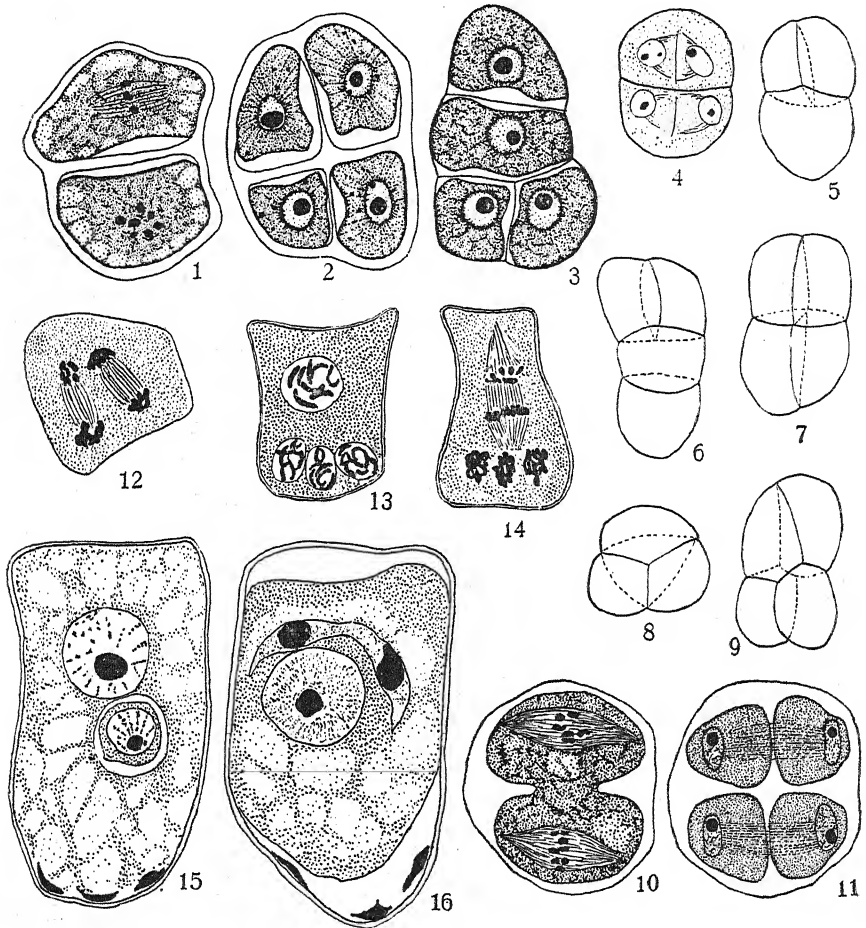


Abb. 3. Fig. 1—3. Sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle und verschiedene Stellung der Tetraden bei *Aristolochia clematilis*. — Fig. 4—9. Sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle und verschiedenartige Anordnung der Tetraden bei *Apocynum androsaemifolium*. — Fig. 10 und 11. Homöotypische Teilung und Tetradenbildung von *Annona cherimolia*. — Fig. 12—16. Pollenentwicklung von *Scirpus lacustris*. Fig. 12. Telophase der homöotypischen Teilung. — Fig. 13. Ein geförderter und drei zur Degeneration bestimmte Mikrosporenkerne. — Fig. 14. Primärer Pollenkern in Teilung, seine Schwesterkerne degenerierend. — Fig. 15. Generative Zelle und vegetativer Kern; an der Wand die Reste der verdrängten Mikrosporenkerne. — Fig. 16. Generative Zelle in Teilung; die verdrängten Kerne in einer ausgeschiedenen Kallosemasse eingeschlossen. — Fig. 1—3, 10, 11 nach SAMUELSSON, Fig. 4—9 nach FRYE und BLODGETT, Fig. 12—16 nach PIECH. Vergr.: Fig. 1—3 1170 fach, Fig. 4—9 1640 fach, Fig. 10, 11 1060 fach, Fig. 12—16 1530 fach.

Auffassung nur auf die zeitliche Aufeinanderfolge der heterotypischen und der homöotypischen Wände Gewicht legt. Wenn wir aber nicht auf die zeitliche Entstehung, sondern auf die Art der Wandbildung Gewicht legen, müssen wir sagen, daß die Wandbildung von *Magnolia* so wie bei den meisten Dikotyledonen vor sich geht. Viel wahrscheinlicher scheint es, daß wir nicht in dem Verhalten von *Magnolia* und *Anona* ein Merkmal zu erblicken haben, das zu den Monokotyledonen hinüberleitet, sondern bloß eine Modifikation des Verhaltens der Dikotyledonen im allgemeinen vorliegt, die auf dieselbe Ursache zurückgeht, die auch die nicht tetraëdrische Lagerung der Mikrosporenkerne bestimmt.

Unter der Voraussetzung, daß tatsächlich der sukzedane Entwicklungstypus mit Wandbildung durch Zellplatte und der simultane mit solcher durch Furchung verknüpft ist, entsteht nun die Frage, ob diesem Unterschiede größere systematische Bedeutung zukommt. Diese Frage kann vom Standpunkt der Angiospermen allein natürlich nicht entschieden werden. Vor allem müssen bei der Erörterung, ob der eine oder der andere Typus als der ursprüngliche zu betrachten ist, die Verhältnisse bei allen Abteilungen der Kormophyten in Betracht gezogen werden. SCHÜRHOFF (1923, S. 20) beruft sich darauf, daß bei den *Cycadales* der sukzedane Typus — nach seiner Ansicht — vorhanden ist¹⁾, wenn er diesen für ursprünglicher hält. Bezüglich der Angiospermen hebt er hervor: „Bei den *Ranales* finden wir in jenen Gruppen, die die nächsten Beziehungen zu den Monokotylen zeigen, den sukzedanen Typus, z. B. bei *Ceratophyllum*, *Magnolia*²⁾, während bei den Ranunculaceen, allerdings auch bei den Nymphaeaceen, simultane Tetradenteilung erfolgt. Bei den Monokotylen zeigen wieder die Orchidaceen simultane Tetradenteilung, was ebenfalls für eine Neuerwerbung und nicht für Beibehaltung eines primitiven Typus spricht.“ TISCHLER (1921/22) vertritt den entgegengesetzten Standpunkt, er sieht (TISCHLER 1921/22, S. 203) im allgemeinen in einem Zellteilungsmodus, bei welchem die Zellteilung relativ unabhängig von der Kernteilung ist, ein ursprüngliches, in einer engen Verknüpfung dieser Teilungsvorgänge das abgeleitete Verhalten. Daraus folgt, daß wir auch bei den Angiospermen die simultane, unter Furchung vor sich gehende Teilung der Pollenmutterzelle als das ursprüngliche Verhalten ansehen müssen. Zugunsten dieser Ansicht kann man vor allem anführen, daß es bei den Monochlamydeen, soweit wir wissen, der allein herrschende Teilungsmodus ist. Erst bei den Polycarpicae beginnt neben ihm der sukzessive Typus hervorzutreten. Bei den übrigen Angiospermen liegen die Verhältnisse allerdings sehr verworren, so daß man sich fragen muß, ob überhaupt dem Unterschied eine größere phyletische Bedeutung zukommt. Wie die früher gebrachten Listen über die Zellteilungsfolge zeigen, sehen wir unter den Monokotyledonen, daß in manchen Familien, insbesondere unter den Liliaceae, beide Arten der Zellbildung auftreten. Wenn wir diesem Unterschiede größere Bedeutung beilegen, würden wir zu der Vorstellung gelangen, daß diese Familie diphyletisch entstanden sei. Es gibt sogar Gattungen, innerhalb welcher beide Arten der Pollenbildung nachgewiesen sind, z. B. *Aristolochia*. Dieser Umstand deutet vielleicht darauf hin, daß der

¹⁾ Vgl. darüber die Ausführungen von HERZFELD in dem über die Embryologie der Gymnospermen handelnden Teile dieses Handbuchs.

²⁾ Vgl. oben S. 14 und 28.

Unterschied zwischen sukzessiver Teilung, unter Benutzung von Zellplatten, und simultaner durch Membranleistenbildung doch nicht so schroff ist, als diese Schlagwörter andeuten¹⁾. Im früheren wurde hervorgehoben, daß bei der sukzedanen Bildung doch auch manchmal Hautschichteinfaltung bei der Zellteilung mitwirkt, und ferner darauf hingewiesen, daß bei der simultanen Tetradenteilung vielfach vergängliche heterotypische Zellplatten zur Beobachtung gelangten. Wenn diese Beobachtungen allgemeinere Bedeutung haben, können wir den Unterschied zwischen sukzessiver und simultaner Teilung dahin fassen, daß bei der ersteren eine heterotypische Zellplatte zur Ausbildung einer Scheidewand ausgenützt wird, bei der letzteren aber nicht. Von diesem Standpunkte aus erscheint es recht wahrscheinlich, daß der simultane Typus der primitivere, der sukzessive der abgeleitete ist. Die bei letzterem so oft gesehenen transitorischen heterotypischen Zellplatten sind dann nicht als eine Reduktionserscheinung zu deuten, sondern als eine Begleiterscheinung der Kernteilung aufzufassen, die erst auf einer vorgeschritteneren Stufe, auf der des sukzessiven Typus, zur Zellteilung verwendet wird.

3. Das Antherentapetum

Bei der Entwicklung der Mikrosporen spielt das Antherentapetum eine Rolle, so daß es berechtigt erscheint, über Entstehung und Bedeutung desselben in Kürze zu sprechen. Daß der Begriff Antherentapetum entwicklungsgeschichtlich verschiedenes zusammenfaßt, geht aus den Ausführungen S. 3 hervor. Diese Schichte entsteht entweder aus den parietalen oder den sporogenen Zellen des Archespors. Antherentapetum bezeichnet eben diejenige Zellschichte, die in jüngeren Entwicklungsstadien die Masse der Pollenmutterzellen umgibt und in späteren den Pollensack auskleidet, so lange sie noch nicht resorbiert ist. Ihr Zytoplasma, ihr Kern und ihre Membran zeigen ein Verhalten, das auf eine besondere Funktion und zwar ernährungsphysiologischer Art hindeutet; französische Autoren gebrauchen daher vielfach die Bezeichnungswiese „cellules nourricières du pollen“. Die Tapetumzellen zeichnen sich im Höhepunkte ihrer Entwicklung meist durch besonderen Reichtum an Plasma, durch Mehrkernigkeit, ferner durch Hyperploidie und Hypertrophie ihrer Kerne aus und sind eine vorübergehende Bildung.

Die Tapetumzellen sind in ihren jüngsten Stadien natürlich einkernig, im Verlaufe ihrer Entwicklung werden sie meist mehrkernig. In zahlreichen Fällen erfolgt die Kernvermehrung zweifellos auf mitotischem Wege, wie z. B. von LONGO (1900) bei *Calycanthus* und *Vitis*, von WINGE (1914) bei *Humulus*, von HIMMELBAUR (1912) bei *Ribes*, von TAHARA (1910) bei *Morus*, von HÅKANSSON (1925) bei *Godetia* usw. gesehen wurde. Amitosen werden für *Phytolacca decandra* (LEWIS 1905), *Acer negundo* (TAYLOR 1920), doch auch daneben regelmäßige

¹⁾ Hier kann auch auf die Studien SAKAMURAS und STOWS (1926) bei *Gagea lutea* hingewiesen werden, bei welcher Pflanze sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle mit Hilfe von Zellplatten nach der heterotypischen und homöotypischen Teilung stattfindet. Einwirkung höherer Temperaturen über 25° C hatte jedoch nebst anderen Unregelmäßigkeiten zur Folge, daß die Pollenmutterzelle von Karyokinese und Verbindungsfasern ganz unabhängig durch einen Furchungsvorgang eingeschnürt wurde.

und gestörte Mitosen angegeben. (Weitere Beispiele angeführt bei TISCHLER 1921—1922, S. 458.) STRASBURGER (1909 a) ist der Ansicht, daß amitotische Teilungen im Antherentapetum überhaupt nicht vorkommen, und ist geneigt, Bilder von Amitosen als Kernverschmelzungen zu deuten, und in ähnlicher Weise äußert sich BONNET (1912, S. 711): „Les phénomènes d'amitoses ne paraissent pas exister dans les cellules nourricières. Toutes les apparences qu'on leur a attribuées s'expliquent par des irrégularités mitotiques et des fusions nucléaires.“ Immerhin scheint das Vorkommen echter Amitosen dadurch nicht ausgeschlossen.

Die Kernteilung kann verschieden weit gehen. Häufig erfolgen ein oder zwei Kernteilungsschritte, doch kann auch bisweilen ein dritter, z. B. bei *Leontodon autumnalis* (K. MEYER 1925 a) oder *Celsia keniensis* (HÅKANSSON 1926) und vielleicht noch ein weiterer erfolgen. Auf die Kernteilungen können Verschmelzungen folgen und so hyperploide Kerne entstehen. Bei *Morus* (TAHARA 1910) verschmelzen die Kerne, die in jeder Tapetenzelle mitotisch entstanden sind, und dieser große Kern teilt sich daraufhin wieder mitotisch; oder es entstehen durch zwei aufeinanderfolgende Teilungsschritte vier Kerne, welche zu je zwei verschmelzen können. Bei *Magnolia* beschreibt GUIGNARD (1897) folgendes Verhalten der Tapetumzellen: Sie werden zweikernig und beide Kerne teilen sich mitotisch und gleichzeitig. Während des Teilungsvorganges tritt eine Verschmelzung der Spindeln ein, so daß durch die Teilung der zwei Kerne wieder zwei Kerne entstehen. In diesen Fällen entsteht also die Hyperploidie durch Kernverschmelzung. Eine andere Entstehung der Hyperploidie nimmt K. MEYER (1925 a) für einen Teil der Zellen im Tapetum von *Leontodon autumnalis* an, deren Kern sich schon vor der ersten Teilung stark streckt, hypertrophisch wird und sich bei der Mitose als annähernd tetra-, hexa- und oktoploid erweist. „Die Entstehung solcher polyploider Kerne kann, wie es scheint, durch eine Störung der normalen Teilung erklärt werden: die Chromosomen werden hier gespalten, doch teilt sich der Kern selbst nicht; durch diesen Vorgang bleibt die vierfache und achtfache Menge von Chromosomen in derselben Kernhülle.“ Die Teilungsfiguren solcher hyperploider Kerne zeichnen sich durch das Fehlen der Spindel aus. Ein ähnliches ungleichartiges Verhalten der Tapetumzellen ist auch bei einer anderen Composite, nämlich bei *Lactuca sativa* (GATES und REES 1921) bekannt. Einige Zellen werden vierkernig und sind dann enorm in der Längsrichtung gestreckt, andere bleiben kurz und dick, sind oft zweikernig und ihre Kerne sehr groß; von diesen sind manche den Pollenmutterzellen ähnlich und ihre Kerne zeigen bisweilen Ähnlichkeit mit dem Synapsisstadium.

Angaben, daß die Tapetenzellen niemals mehr als einen Kern enthalten, sind selten und liegen z. B. für *Eichhornia crassipes*, *Pontederia cordata* (W. R. SMITH 1898), *Rafflesia Patma* (ERNST und SCHMID 1913), *Chlora*, *Erythraea* (GUÉRIN 1925) und *Ixolirion montanum* (STENAR 1925 b) vor; ferner dürften bei Periplasmodienbildung keine Kernvermehrungen stattfinden.

Das Antherentapetum ist eine verhältnismäßig sehr vergängliche Zellschicht, wie sich auch immer seine Entwicklung gestalten mag. Je nachdem die Protoplasten der Tapetumzellen innerhalb ihrer Membranen bleiben oder nach Auflösung dieser zu nackten Zellen werden, kann man von Sekretionstapetum (GOEBEL) oder von amöboidem Tapetum

(SCHNARF 1923) sprechen. In letzterem Falle können die membranlosen Protoplasten zu einem Syncytium, dem Periplasmodium, verschmelzen.

Die Bezeichnung Sekretionstapetum stützt sich einerseits darauf, daß die Zellen desselben Ähnlichkeit mit Drüsenzellen aufweisen, und andererseits darauf, daß sie eigentlich allein für die Ausscheidung der Flüssigkeit in Betracht kommen, die eine Zeit vor dem Aufspringen, wenigstens sehr oft, das Antherenfach erfüllt. Während der Entwicklung der Mikrosporen aus den Sporenmutterzellen werden jene nach und nach aus dem Gewebsverbande gelöst, während wenigstens meistens die Antherenwand ein starkes Wachstum erfährt. DORSEY (1914), einer der wenigen Autoren, die sich mit dem Antherensaft, in welchem die jungen Pollenkörner liegen, beschäftigt haben, gibt für *Vitis* folgendes an: In frühen Stadien färbt sich der Antherensaft nur schwach; seine Färbbarkeit nimmt nach der Auflösung der dicken Wände der Pollenmutterzellen zu. Während der späteren Pollenentwicklung scheint er vakuolisiert oder in unregelmäßige Fetzen ausgezogen zu werden. Die zunehmende Färbbarkeit rührt wohl in erster Linie von den Pektinstoffen der Pollenmutterzellwände her, die wäßrige Flüssigkeit, in der sich diese Stoffe lösen, ist wohl als das Ausscheidungsprodukt zu betrachten. Als einen damit übereinstimmenden Befund können wir die Angabe TISCHLERS betrachten, der bei *Convallaria majalis*, *Cryptanthus acaulis* und *bivittatus* und *Nymphaea alba* im Pollenfach einen „Schleim“ feststellte, der vielleicht durch die Tätigkeit des Sekretionstapetums gebildet werde.

Über den Bau der Zellen der Sekretionstapeten liegen namentlich hinsichtlich des Zellinhaltes eine große Zahl von Beobachtungen vor. Diese haben ergeben, daß die Tapetenzellen im allgemeinen neben dichtem Zytoplasma oft größere Vakuolen enthalten und ihre Kerne erinnern im Höhepunkte der Entwicklung ganz an die großer Antipoden oder Haustorien. Von den im Zytoplasma enthaltenen Stoffen ist namentlich das Vorkommen von Chondriosomen beobachtet worden (GUILLERMOND 1920); doch sind auch andere Inhaltskörper festgestellt worden wie Stärke, Gerbstoffkörperchen (GUIGNARD 1897, MASCRÉ 1919 a, 1919 b), Fett u. a. Wenig wissen wir über die stofflichen und strukturellen Eigentümlichkeiten der Zellmembranen der Tapetenzellen, und doch kommt ihnen große Bedeutung zu, wenn wir die Rolle des Sekretionstapetums in den verschiedenen Stadien der Entwicklung verstehen wollen. Bei *Datura arborea* beobachtete MASCRÉ (1919 a), daß zur Zeit, da das Pollenkorn bereits eine wohl ausgebildete Exine besitzt, die Membranen der Tapetenzellen leicht verkorkt sind, und ähnliche Angaben bringt derselbe Autor (1922) für die Boraginaceae. Diese Beobachtungen dürften vielleicht in dem Sinne aufzufassen sein, daß es in einem bestimmten Entwicklungsstadium zur Bildung einer wenig durchlässigen Schichte kommt, welche das Anthereninnere nach außen zu abschließt und funktionell etwa mit den Kutikularbildungen zu vergleichen ist, wie sie bei Sekretbehältern auftreten (vgl. VAN WISSELINGH, Bd. III, 2 dieses Handbuches, S. 160). In diesem Zusammenhange kann auch die „enveloppe cireuse“ angeführt werden, welche die Pollinien bei Asclepiadaceen nach DOP (1913 b) umgibt. Auf der an das Antherenfach grenzenden Seite der Membran des Tapetums tritt bei *Lilium martagon* eine besondere Struktur auf; die Membran, die im übrigen die anderen Bestandteile der

Tapetumzellen überdauert, ist hier mit kleinen, kugeligen Körnchen besetzt (SCHNARF 1923). Eine ähnliche Wandstruktur dürfte unter den Angiospermen weiter verbreitet sein. Vgl. auch UBISCH (1927).

Eine Art Übergang von dem echten Sekretionstapetum zum amöboiden Tapetum können wir, wenn wir wollen, in dem Verhalten sehen, wie es SCHUCH (1920) für *Burmannia*-Arten beschrieben hat. Bei diesen ist das Tapetum ein plastisches Gewebe, das sich „den Pollenkörnern in weitgehendem Maße anzuschmiegen versucht“; zur Zeit, als die Pollenkörner ausgebildet sind, „beginnen die Tapetenzellen sich zu deformieren. Ihre Wände erscheinen besonders nach dem Innern des Pollensackes dünn und jeder Festigkeit zu entbehren. Bisweilen sind sie sogar ganz unsichtbar, so daß die Vermutung nahe liegt, sie seien völlig aufgelöst. Nach jener Seite hin kann sich das Plasma der Tapetenzelle gegen die nächsten Pollenkörner hin verlagern und diese umfließen Oft aber werden die Pollenkörner selbst in das Tapetum hineinverlagert.“ Immerhin wird ein wirkliches amöboides Tapetum nicht gebildet, nur bei *Burmannia disticha* kann man nach SCHUCH von einem solchen sprechen, da Tapetenzellen gegen innen zu verschmelzen, wogegen die Radialwände erhalten bleiben. Bezüglich der Tapetenkerne ist bemerkenswert, daß sie oft stark gelappt sind und pseudopodienartige Fortsätze treiben.

Über das amöboide Tapetum sind wir namentlich durch HANNIG (1911), JUEL (1915) und TISCHLER (1915 a) unterrichtet. Letzterer schuf den Begriff des echten Periplasmodiums, das charakterisiert ist durch eine vollkommene Vereinigung der Protoplasten zu einem Syncytium und vor allem auch durch stark färbbare, „aktive“, „drüsigen“ Charakter zeigende Kerne. In anderen Fällen kommt es nur zu einem amöboiden Hineinwachsen der Protoplasten des Tapetums zwischen die Pollenkörner, aber nicht zu ihrer Verschmelzung; ferner degenerieren oft die Zellkerne, was sich in der Abnahme ihrer Größe und ihrer Färbbarkeit zeigt. Da die Grenze zwischen den echten Periplasmodien im Sinne TISCHLERS und den unechten durch Übergänge verwischt ist, erscheint es am besten, alle insgesamt unter dem gemeinsamen Namen amöboides Tapetum zusammenzufassen. Mit Rücksicht auf die von mehreren Autoren vermutete systematische Bedeutung dieses Verhaltens werden im folgenden die Beobachtungen über das amöboide Tapetum in einer Liste zusammengestellt. Es kann dabei nicht in allen Fällen die betreffende Angabe als unbedingt sicher hingestellt werden; vielfach fehlen diejenigen Stadien, welche wirklich beweisend für die Entstehung einer periplasmodienartigen Bildung aus dem Tapetum gelten können¹⁾.

Loranthaceae.

Arceuthobium oxycedri

PISEK 1924

Euphorbiaceae.

Euphorbia procera

SCHÜRHOFF 1924b beschreibt das Hineinwachsen der Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner; es wird jedoch kein Periplasmodium gebildet

¹⁾ Auch als Abnormität und Degenerationserscheinung kann eine Art Periplasmodium auftreten. JAUCH (1918) fand in manchen Antheren von *Polygala Chamaebuxus* ein nicht durch die normalen Scheidewände geschiedenes Archespor. In diesem bildete sich ein zahlreiche hypertrophierte Kerne enthaltendes Periplasmodium; Pollen wurde nicht gebildet.

Cruciferae.

Arabis alpina

JUEL 1915. In späteren Stadien werden die Wände aufgelöst und die Zellinhalte fließen zusammen; die Kerne sind dann schon desorganisiert

Melastomataceae.

Centradenia floribunda

ZIEGLER 1925; „eine Art Periplasmodium“ (Entstehung?)

Malvaceae.

Lavatera trimestris

JUEL 1915

„ *arborea*

STENAR 1925b

Malva rotundifolia

STRASBURGER 1889, S. 60, 1882a, S. 89

„ *crispa*

STRASBURGER 1889, 1882a; STENAR 1925b

„ *moschata*

STENAR 1925b

„ *neglecta*

„ 1925b

„ *oxyloba*

„ 1925b

„ *parviflora*

„ 1925b

„ *palmata*

„ 1925b

„ *heterophylla*

„ 1925b

„ *limensis*

„ 1925b

„ *waltherifolia*

„ 1925b

„ *alcea*

„ 1925b

„ *silvestris*

WOYCICKI 1911a

Althaea rosea

STRASBURGER 1882a, 1889

Malvastrum capense

STENAR 1925b

„ *peruvianum*

„ 1925b

Abutilon Avicennae

„ 1925b

Kitaibelia vitifolia

„ 1925b

Pavonia spinifex

„ 1925b

Sidalcea candida

„ 1925b

Sida napaea

„ 1925b

Hibiscus rosa sinensis

JUEL 1915

„ *trionum*

STENAR 1925b. STENAR fand bei den meisten der untersuchten Arten gut entwickelte Periplasmodien

Linaceae.

Linum austriacum

JUEL 1915; die Wände der Tapetenzellen werden aufgelöst, es findet aber sofort Desorganisation ihres Inhaltes statt, so daß kein Periplasmodium gebildet wird. Vgl. dagegen die Angaben bei SCHÜRHOFF 1924b über *L. perenne* u. a.

Geraniaceae.

Pelargonium zonale

SCHÜRHOFF 1924b

Geranium Robertianum

„ 1924b

„ *pyrenaicum*

„ 1924b

„ *cristatum*STRASBURGER 1882a¹⁾„ *sanguineum*

„ 1882a

¹⁾ JUEL 1915 beschreibt dasselbe Verhalten wie bei *Linum austriacum*.

Polemoniaceae.

Cobaea scandens

JUEL 1915; wahrscheinlich keine gänzliche Verschmelzung, Kerne degeneriert

Gentianaceae.

Gentiana carpathica

SCHNARF 1923; nackte Zellen zwischen den Pollenkörnern

Gentiana germanica, lutea, angustifolia, Kochiana, punctata, Pneumonanthe, cruciata, verna, dschungarica, tibetica, septemfida

GUÉRIN 1924, 1925; in jungen Stadien liegen sterile Zellen zerstreut zwischen den Pollenmutterzellen oder Tetraden, die vermutlich später ein periplasmoidumartiges Verhalten bedingen

Caprifoliaceae.

Lonicera coerulea

JUEL 1915

Symphoricarpus racemosus

Verf. sah zwischen die Pollenkörner eindringende Protoplasten des Tapetums.

Valerianaceae.

Valeriana officinalis

JUEL 1915

Valeriana phu

" *montana*

" *alliarifolia*

Valerianella olitoria

" *coronata*

" *rimosa*

" *eriocarpa*

*Centranthus macrosiphon**Fedia cornucopiae**Patrinia rupestris*

ASPLUND 1920 beschreibt die Bildung eines echten Periplasmodiums; dagegen stellt ASPLUND ausdrücklich fest, daß bei *Valeriana supina* kein Periplasmodium zustande kommt. Vgl. S. 45, Abb. 4, Fig. 1

Dipsacaceae.

Knautia silvatica

JUEL 1915; nicht ganz typisches Periplasmodium; Grenzlinien zwischen den Protoplasten vielfach sichtbar.

Knautia arvensis

RISSE 1926; keine Zellverschmelzung, chromatinreiche Kerne

*Scabiosa Columbaria, acra-
nia, stellata, maritima,
branchiata, prolifera*

RISSE 1926, wie bei *Knautia arvensis*, doch später beginnend

Dipsacus silvester

RISSE 1926; ähnlich wie vorige

Compositae.

Silphium laciniatum

TISCHLER 1915 a, JUEL 1915, Eindringen von Tapetenzellen, doch keine vollständige Verschmelzung

Doronicum grandiflorum

JUEL 1915, die Tapetenzellen geben ihre Selbständigkeit nie ganz auf

Tagetes signatus

DAHLGREN 1920, echtes Periplasmodium

Helianthus annuus

SCHNARF 1923

Vernonia cinerea

PALM 1925

Leontodon autumnalis

K. MEYER 1925, keine wirkliche Verschmelzung

Lactuca sativa

GATES 1920, GATES und REES 1921

Senecio vulgaris

STRASBURGER 1882 a, S. 105, 1889, S. 50

Alismataceae.

Alisma plantago

TISCHLER 1915a, keine vollständige Verschmelzung; Tapetenkerne gut entwickelt.

Butomaceae.

Butomus umbellatus

TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium

Scheuchzeriaceae.

Lilaea subulata

CAMPBELL 1898, Autor ist sich über die Entstehung nicht klar

Aponogetonaceae.

Aponogeton distachyus

TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium

Aponogeton ulvaceus

SUESSENGUTH, 1919

„ *abyssinicus*

STENAR 1925b

Potamogetonaceae.

Potamogeton natans

TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium

*Zanichellia palustris*CAMPBELL 1897, s. bei *Lilaea**Ruppia rostellata*

MURBECK 1902b

Potamogeton foliosus

WIEGAND 1899

Zostera marina

ROSENBERG 1901b, steril werdende Zellen des Archespors

Amaryllidaceae.

Curculigo recurvata

STENAR 1925b

Hypoxis decumbens

„ 1925b

„ *villosa*

„ 1925b

Commelinaceae.

*Commelina coelestis*TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium¹⁾*Rhoeo discolor*

TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium

Tradescantia fluminensis

TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium

„ *virginica*

TISCHLER 1915a, „echtes“ Periplasmodium

„ *albiflora*

STENAR 1925b

Palisota Barteri

„ 1925b

Aneilema acuminatum

„ 1925b

Cochliostema odoratissimum

„ 1925b

Dichorisandra ovata

„ 1925b

Tinantia fugax

„ 1925b

Spironema fragrans

„ 1925b

¹⁾ MASCRÉ (1925a, b) kommt bei der Untersuchung von *Tradescantia virginica* und *Commelina coelestis* zu wesentlich anderen Ergebnissen. Die Grundmasse, in welcher die Pollenkörner eingebettet liegen, ist nach ihm nicht durch die Vereinigung der Zytoplasmamassen der Tapetenzellen entstanden, sondern ist ein Schleim, in welchem die Mitochondrien und die Mikrosomen persistieren, und es sind in ihr keinerlei Anzeichen von physiologischer Aktivität festzustellen. Danach ist bei den Commelinaceen kein wirkliches Periplasmodium, sondern ein Degenerationsprozeß vorhanden, der zur Verschleimung führt. — Jedenfalls ist das Auftreten von Raphiden in den Tapetenzellen sehr bemerkenswert.

Sparganiaceae.

Sparganium ramosum

STENAR 1825b, unvollständiges Periplasmodium

Araceae.

Anthurium crystallinum

JUEL 1915, typisches Periplasmodium

Symplocarpus foetidus

DUGGAR 1900, GOW 1907

Dieffenbachia Seguine

CAMPBELL 1900

Peltandra undulata

DUGGAR 1900

Arum maculatum

STRASBURGER 1882a, JACOBSSON-PALEY 1920d, „echtes“ Periplasmodium

Arisaema triphyllum

PICKETT 1916

Spathicarpa sagittifolia

STENAR 1925b

Pinellia ternata

„ 1925b

Lemnaceae.

Lemna minor

CALDWELL 1899, beschreibt das Eindringen von Tapetumzellen, doch sollen auch Pollenmutterzellen steril werden.

Über weitere von JUEL bestrittene Angaben der älteren Literatur vgl. JUEL 1915.

Dieses Verzeichnis ist immerhin geeignet, die Ansicht zu stützen, daß dem Verhalten des Antherentapetums eine beschränkte systematische Bedeutung zukommt (TISCHLER 1915a).

ROSENBERG (1899), JUEL (1900a), SWINGLE (1908), BONNET (1912), CARANO (1921) u. a. sind dafür eingetreten, daß die Zellen des Antherentapetums mit den Pollenmutterzellen zu homologisieren seien, mit andern Worten daß sie phylogenetisch nichts anderes seien als somatisierte Pollenmutterzellen. Zugunsten dieser Annahme wird vor allem hervorgehoben die Mehrkernigkeit und insbesondere die sehr oft beobachtete Vierzahl der Kerne in den Tapetenzellen. BONNET, der das Schicksal dieser Kerne besonders genau verfolgt hat, betont weiter das vollkommen übereinstimmende Verhalten, das die Tapetenzellen mit den abortierenden Pollenmutterzellen steriler Bastarde zeigen. Im Grunde genommen ist diese Begründung recht oberflächlich; daß degenerierende Zellen gleiche Züge aufweisen, ist von vorneherein zu erwarten; auch die Kernvermehrung, selbst die häufige Vierzahl, in den Tapetenzellen kann nicht ins Gewicht fallen, gegenüber der Frage, ob die Ontogenie für oder gegen die Ansicht spricht. Nun wissen wir, daß in den meisten Fällen das Antherentapetum aus der parietalen Zellschichte hervorgeht, in anderen allerdings aus der sporogenen Schichte entsteht. Daß in letzterem Falle die Tapetenzellen ohne weiteres als somatisierte Pollenmutterzellen aufgefaßt werden können, erscheint klar. Und dies um so mehr, als in neuerer Zeit Fälle bekannt geworden sind, wo ein Teil des sporogenen Zellkomplexes zu Pollenmutterzellen wird, während andere teilweise zerstreut im Inneren, teilweise auch außen gelegene Zellen somatisch bleiben und sich so verhalten wie die ephemeren Tapetenzellen. Beispiele liefern nach GUERIN (1924, 1925) *Gentiana*-Arten und *Impatiens Sultani* (OTTLEY 1918). Vielleicht kommt ähnliches auch bei Araceae vor, wie eine Bemerkung CAMPBELLS (1900) über die Entwicklung des Periplasmodiums von *Dieffenbachia Seguine* vermuten läßt.

Das, was wir als Antherentapetum bezeichnen, ist somit nicht ontogenetisch und morphologisch, sondern topographisch oder allenfalls physiologisch definiert (vgl. auch HANNIG 1911). Diesen Standpunkt nehmen auch COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 36) ein, wenn sie betonen, daß das Antherentapetum keine bestimmte Grenze oder Entstehung hat, sondern daß sterile Zellen irgendwelchen Ursprunges, die an das sporogene Gewebe grenzen, in eine bestimmte physiologische Aufgabe hineingedrängt werden. WINGE (1917) lehnt ebenfalls die Ansicht ab, daß die Tapetenzellen wegen ihrer häufigen Mehrkernigkeit als somatisierte Pollenmutterzellen zu betrachten seien. Er verweist auf die Übereinstimmung der Zellen des Antherentapetums mit anderen Zellen ähnlicher Funktion, z. B. Antipoden, Haustorialzellen, und insbesondere schlagend erscheint ihm die Übereinstimmung mit den Zellen der „Deckschicht“ der Archegonien bestimmter Gymnospermen, die einem gametophytischen Gewebe angehören.

Wenn wir uns dieser Ansicht anschließen, können wir die oft vorkommende Mehrkernigkeit der Tapetenzellen nur als eine Besonderheit werten, die mit der Funktion in innigstem Zusammenhange steht. Mehrkernigkeit, Kernverschmelzungen, Hypertrophie der Kerne und mit dieser in Verbindung stehende Unregelmäßigkeiten in der Teilung, Hyperchromatie, Plasmareichtum usw., das alles sind Eigentümlichkeiten von Zellen, die in irgendeiner Weise an der Nahrungszufuhr und der Sekretion beteiligt sind. Daß das Antherentapetum in dieser Hinsicht eine Rolle spiele, wurde bereits von BOURGE 1892 ausgesprochen, der sich sogar über die trophische Rolle in ganz bestimmter Richtung äußert: „Le rôle de l'épithélium interne du sac pollinique est plutôt de nourrir les tetrades par osmose que de former les ornements en relief de l'exine; ceux-ci existent déjà au stade tétraédrique“. Es würde zu weit führen, die zytologischen Ähnlichkeiten zwischen dem Antherentapetum mit Zellen, die eine trophische Funktion haben, im einzelnen zu besprechen; auf diese Übereinstimmungen ist oft genug hingewiesen worden (vgl. TISCHLER 1921/22, S. 126, 216, 453 usw.; vgl. auch SCHÜRHOFF 1917).

4. Die Entstehung des männlichen Gametophyten

Hand in Hand mit den Kern- und Zellteilungen, welche zur Ausbildung der Mikrosporen führen, vollzieht sich meist deren Loslösen aus dem Gewebsverbande. Den älteren Autoren galten die auf diese Weise freigewordenen Pollenkörner der Angiospermen als einzellig, und dies im Gegensatz zu den Gymnospermen, wo ein männliches Prothallium angelegt wird. Die Berichtigung dieser Meinung ist in erster Linie STRASBURGER zu verdanken, der zuerst zeigte (1877), daß die reifen Pollenkörner sowohl bei monokotylen als auch bei dikotylen Pflanzen mehr als einen Zellkern besitzen und daß zwischen den Zellkernen eine deutliche Differenzierung besteht, die allerdings erst in den späteren Arbeiten richtig gedeutet wurde.

Im allgemeinen dürfte das Pollenkorn im einkernigen Stadium einige Zeit verbleiben, bevor der erste Teilungsschritt stattfindet. Über die Länge dieser Ruhezeit wissen wir wenig. K. HEUSSER (1915) schätzt sie bei *Himantoglossum hircinum* auf zwei bis drei Wochen.

Zur Vollendung des männlichen Gametophyten erfährt der Kern der Mikrospore zwei Teilungsschritte, von denen sich der erste stets in der Mikrospore abspielt, während der zweite entweder innerhalb dieser, oder später nach der Bildung des Pollenschlauches in diesem stattfindet. Der erste Teilungsschritt führt zu einer tiefgreifenden Differenzierung, nämlich zur Bildung einerseits des vegetativen Kernes, andererseits des generativen Kernes. Der zweite Teilungsschritt betrifft nur den generativen Kern und führt zur Teilung desselben in zwei Spermakerne¹⁾. Der vegetative Kern bleibt normalerweise ungeteilt. Der typische Ablauf dieser Vorgänge, deren Kenntnis wir vor allem STRASBURGER und seiner Schule verdanken, soll nun zunächst geschildert werden.

Die erste Teilung in der Mikrospore (E. OVERTON 1891, STRASBURGER 1908, FRIEMANN 1910, WEFELSCHIED 1911, FRASER und SNELL 1911, SCHÜRHOFF 1921b) teilt diese in zwei ungleich große Zellen, die kleinere generative und die größere vegetative Zelle. Dieser Größenunterschied²⁾ kommt dadurch zustande, daß die Teilung des primären Kernes in der Nähe der Wand durch eine radial gestellte Spindel stattfindet. Diese besteht meist aus kurzen Fasern, die sich nicht zu einer Spitze vereinigen, sondern schon vorher aufhören. Am äußeren Ende der Spindel legen sie sich der Hautschicht der Mikrospore an und sind an der Berührungsstelle bisweilen knotenförmig verdickt, wie FRIEMANN (1910) bei *Epipactis* und K. HEUSSER (1915) bei *Himantoglossum* beobachtet hat. Zwischen den beiden Tochterkernen wird in der gewöhnlichen Weise eine Zellplatte angelegt. Sie wächst unter Erweiterung des Phragmoplasten zentrifugal weiter, wobei sie sich nach außen krümmt. Während dieser Biegung der Zellplatte nach außen ist von STRASBURGER (1908) bei *Lilium*-Arten beobachtet worden, daß diejenigen Spindelfasern, die auf der Seite des vegetativen Kernes liegen, gar nicht mehr diesem zustrahlen, sondern in das umgebende Plasma gerichtet sind. Schließlich ist die bei sehr vielen Angiospermen beobachtete uhrglasförmige Wandanlage entstanden. Auch in der außerordentlich langgestreckten Mikrospore von *Zostera marina* wurde dieselbe Bildungsweise der generativen Zelle festgestellt (ROSENBERG 1901a, 1901b). Nach STRASBURGER ist die uhrglasförmige Zellgrenze zunächst als Hautschicht ausgebildet, später entsteht eine Scheidewand, die aber auch wieder aufgelöst wird. ELFVING (1879) sah einzig bei *Ornithogalum pyramidale* mit Sicherheit eine sonst nicht beobachtete Zellulosemembran.

In diesem Stadium hat die generative Zelle die Gestalt einer bikonvexen Linse, die durch die vegetative zur Kugel- oder Eigestalt, wie sie eben das Pollenkorn hat, ergänzt wird. Da in späteren Stadien die generative Zelle von der vegetativen umschlossen wird, muß eine

¹⁾ Die Spermakerne werden in der Literatur vielfach ebenfalls als generative Kerne bezeichnet. Es dürfte sich jedoch empfehlen, die letztere Bezeichnung nur für diejenigen Kerne zu verwenden, welche sich weiter teilen, und diejenigen, welche sich nicht mehr weiter teilen und Befruchtung ausüben können, durch den Ausdruck Spermakerne besonders hervorzubeben. Dementsprechend werden wir auch die Ausdrücke generative Zelle und Spermazelle unterscheiden.

²⁾ Gelegentliche Teilung der Mikrospore in zwei gleich große Zellen kommt vor und ist z. B. schon bei *Sarcodes sanguinea* von OLIVER (1891) beobachtet. Eine gelegentliche Teilung des primären Kernes in zwei gleich große Tochterkerne, jedoch ohne Wandbildung ist von E. OVERTON (1891) bei *Lilium martagon* angegeben.

Einwanderung der ersteren stattfinden, und diese Einwanderung ist zuerst von STRASBURGER (1908) an *Lilium*-Arten genauer beschrieben, von FRIEMANN (1910) und WEFELSCHIED (1911) an anderen Monokotyledonen und an Dikotyledonen festgestellt und seither vielfach beobachtet worden. Bei diesem Einwandern entsteht niemals etwa ein Loch in der Hautschicht der vegetativen Zelle, durch das die generative Zelle eindringen könnte, sondern diese nimmt zunächst eine mehr kugelförmige Gestalt an und streckt sich darauf immer mehr in das Plasma der vegetativen Zelle hinein, deren Hautschicht einstülpend, aber niemals zerreißend. Dabei wird der Anteil, den die generative Zelle an der Oberfläche des Pollenkorns hat, immer geringer, bis schließlich eine vollkommene Ablösung erfolgt. In einem bestimmten Stadium ist die generative Zelle nur mehr durch eine Brücke mit einem kleinem Oberflächenstückchen des Pollenkornes verbunden. Diese Brücke wird durchschnürt. An der Durchschnürungsstelle kommen Hautschichten desselben Protoplasten, nämlich der vegetativen Zelle, in Berührung, und verschwinden dann vollkommen, so daß jetzt die generative Zelle vollkommen von der vegetativen umschlossen ist. Die generative Zelle nimmt im Inneren des Pollenkornes ihre endgültige, sehr oft spindelförmige Gestalt an. Vgl. auch Abb. 4, Fig. 1, 4 und 5.

Einige, wenn auch nicht sehr bedeutende Abweichungen von der geschilderten normalen Entwicklung der generativen Zelle hat LAGERBERG (1909) bei *Myricaria* beobachtet. Schon die Teilungsspindel zeigt etwas besonderes, sie ist in sehr lange Spitzen ausgezogen, die sich an annähernd gegenüberliegenden Punkten der Mikrosporenhautschicht ansetzen. Dann kommt es zu einer Verkürzung der Spindel und es bleibt infolgedessen nur die eine Spitze derselben an der Wand des Pollenkornes befestigt. Schließlich trennen sich die Fasern an den Spitzen und es kommt eine verkürzte Spindel von dem gewöhnlichen Aussehen und der gewöhnlichen Lage zustande. Eine weitere Besonderheit besteht darin, daß die anschließend an die Mitose gebildete Wand nicht uhrglasförmig, sondern eben ist. Die wandständige generative Zelle hat daher zunächst die Form einer plankonvexen Linse, sie wird erst später bikonvex, wenn sich die Scheidewand gegen innen zu vorwölbt und damit das Einwandern in die vegetative Zelle einleitet.

Über die Frage, wie diese Ortsveränderung der generativen Zelle während ihrer Entwicklung vor sich geht, besteht keine Klarheit (vgl. darüber insbesondere MURBECK 1902b, S. 8; STRASBURGER 1908, S. 256; LAGERBERG 1909, S. 48). Dafür, daß sie nicht rein passiv seitens der generativen Zelle vor sich geht, führt HÅKANSSON (1924) Beobachtungen an. Beim Bastard *Epilobium hirsutum* \times *montanum* fällt die generative Zelle sehr verschieden groß aus. Ist sie sehr klein geraten, vermag sie augenscheinlich nicht in das Innere der vegetativen einzudringen, sondern bleibt an ihrem ursprünglichen Platze an der Peripherie und umgibt sich mit einer durch Lichtgrün färbbaren Membran.

Über das Zytoplasma der generativen Zelle und deren Inhaltstoffe wissen wir recht wenig, wenn auch Beschreibungen und Abbildungen bei zahlreichen Autoren einen deutlichen Unterschied gegenüber dem Zytoplasma der generativen Zelle erkennen lassen. Es sei diesbezüglich nur an die Befunde STRASBURGERS (1908, S. 509) an *Lilium martagon* erinnert. „In der spindelförmigen generativen Zelle . . . verlaufen durch-

einander gewundene Fäden, die eine Violettfärbung ihrer Grundsubstanz zeigen. Das Zytoplasma der großen vegetativen Zelle ist typisch wabig, von kleinen polygonalen Kammern gebildet, deren Wände den braunen Farbstoff festgehalten haben.“ Von besonderem Interesse ist ferner die von RUHLAND und WETZEL (1924) gemachte Feststellung, daß sich in den generativen Zellen von *Lupinus luteus*, *Narcissus incomparabilis* und *Crocus vernus* durch verschiedenartige Methoden Chloroplasten nachweisen ließen, während diese in dem Zytoplasma der vegetativen Zelle fehlten. Inwieweit der Chlorophyllgehalt für die Ernährung der generativen Zelle von Bedeutung ist, läßt sich schwer beurteilen.

Auch andere Inhaltskörper der generativen Zelle haben in der Literatur Beachtung gefunden. D. M. MOTTIER (1898a, S. 146) fand bei *Lilium* oft Körper, die er für extranukleäre Nukleolen hielt. Diese Körper wurden auch von KOERNICKE (1906) gesehen und abgebildet. In jüngster Zeit hat ferner WÓYCICKI (1926) in den generativen Zellen des Pollens von *Haemanthus Katharinae* durch Lebendfärbung besondere Gebilde festgestellt, die er als vakuoläres System („Vakuom“) betrachtet. Er konnte dieses in der generativen Zelle des noch ungekeimten Pollens nachweisen und sein Schicksal im Pollenschlauche verfolgen.

Dem Inhalt des Pollenkornes fehlen im allgemeinen größere Vakuolen, er besteht fast ganz aus Plasma. LLOYD (1916) berichtet in einer vorläufigen Mitteilung über sehr bemerkenswerte Veränderungen in dem Quellungszustande des Plasmas, die durch Reagentien hervorgerufen werden. Die Protoplasten können nämlich nach anfänglicher geringer Schrumpfung in konzentriertem Glycerin, Salzsäure und Zuckerlösungen aufquellen und bei sehr hohen Konzentrationen dieser oder anderer Reagentien (Säuren und Alkalien) selbst bersten. „This and other behaviors preclude a contributing rôle of water vacuoles, while they indicate strongly the value of the suggestion that the hydration effects alter the permeabilities of the protoplasm, which themselves can be momentarily altered. Thus the amount of water already in the protoplasm affects the hydrating power of a given reagent, as shown by pollen with different initial quanta of water imbibed.“ Es zeigt sich also die wichtige Erscheinung, daß schon der jeweilige Wassergehalt des Protoplasmas die durch ein bestimmtes Reagens veranlaßten Quellungsvorgänge beeinflusst.

Die Kerne der vegetativen und der generativen Zellen zeigen im allgemeinen solche Unterschiede, daß man sie auch dann leicht als solche erkennt, wenn die Abgrenzung zwischen den beiden Zellen verschwunden oder doch nicht erkennbar ist. Der generative Kern ist kleiner, hat meist dicht gespeichertes Chromatin, der vegetative ist größer und zeigt lockerere Anordnung des Chromatins. Dieser besitzt ferner einen Nukleolus, jenem fehlt er oder er ist doch wesentlich kleiner. Diese Unterschiede treten bisweilen schon sehr frühzeitig hervor. So ist bei *Ipomoea purpurea* nach BEER (1911) der vegetative Kern schon in Stadien, bevor noch die uhrglasförmige Plasmahaut ausgebildet ist, durch seine unregelmäßige, „amöboide“ Gestalt und einen sehr großen Nukleolus vom generativen verschieden. Amöboide vegetative Kerne dürften überhaupt oft vorkommen und sind u. a. bei *Elodea canadensis* beschrieben (WYLLIE 1904). Die Verschiedenheit des vegetativen und generativen Kernes drückt sich auch in dem tinktoriell verschiedenen Verhalten beider aus.

Der generative Kern erweist sich nämlich als kyanophil, der vegetative als erythrophil (ROSEN 1892, STAUFFACHER 1911) und in neuester Zeit fand ROTMISTROW (1925)¹⁾ außer färberischen auch chemische Unterschiede, letztere insofern als vegetativer und generativer Kern sich gegen Natronlauge verschieden verhielten. Über das Verhalten der Nukleolen in dem vegetativen und generativen Kern liegen Beobachtungen an *Lilium* vor (ZIMMERMANN 1893, Fig. 24 u. 25). Im Stadium des Einwanderens der generativen Zelle fehlt deren Kern ein Nukleolus, dagegen ist Nukleolarsubstanz im umgebenden Plasma verteilt. In späteren Stadien hat der generative Kern einen kleinen, der vegetative einige größere Nukleolen, dagegen fehlt Nukleolarsubstanz im Plasma.

Die auffallendste Abweichung von dem bisher geschilderten normalen Entwicklungsgang des männlichen Gametophyten ist unter den Cyperaceae bekannt, über den wir durch die Untersuchungen ELFFVINGS (1879), STRASBURGERS (1884a), WILLES (1886), JUELS (1900), STOUTS (1912), HEILBORNS (1918), SUESSENGUTHS (1919) und PIECHS (1924a, 1924b) unterrichtet sind. Zunächst wird hier die Pollenmutterzelle selbst zum Pollenkorn²⁾ (vgl. Abb. 3, Fig. 12—14). Während doch sonst jeder der vier durch den Reduktionsvorgang entstandenen Kerne zur Ausbildung verwendet wird, wird bei allen Cyperaceae, soweit wir wissen — untersucht sind Vertreter der Gattungen *Carex*, *Isolepis*, *Fuirina*, *Eriophorum*, *Scirpus* und *Heleocharis* —, von den vier Mikrosporenkernen einer auserlesen, während die drei übrigen degenerieren (vgl. Abb. 3, Fig. 14). Wenn früher die Mikrosporenzellbildung der Cyperaceae dem simultanen Typus zugerechnet wurde, geschah es deshalb, weil nach der heterotypischen Teilung unbestritten keine Wandbildung erfolgt. Dagegen ist eine ephemere Wandbildung nach der homöotypischen Teilung von ELFFVING, STRASBURGER, WILLE und JUEL gesehen worden. STOUT sah in einem späteren Stadium eine zwischen dem ausdauernden und den drei degenerierenden Kernen angelegte plasmatische Membran. Der Umstand, daß wir, soweit wir bis jetzt wissen, einzig unter den Cyperaceae den Fall verwirklicht sehen, daß, so wie bei der normalen Makrosporenbildung, eine Spore von vieren zur weiteren Entwicklung auserlesen wird, ist gewiß auffallend und drängt zu Erklärungsversuchen. Die diesbezüglichen Vermutungen knüpfen einerseits an die keilförmige oder prismatische Gestalt der Pollenmutterzelle, andererseits an trophische Verhältnisse an. Zugunsten der letzteren Ansicht hat PIECH (1924a) angeführt, daß sich bei *Scirpus lacustris* der äußere der vier Kerne, also der der Tapetumschichte am nächsten liegende, weiter entwickelt, während die drei anderen von der Gegend der Nahrungszufuhr entfernteren degenerieren. Das Schicksal dieser letzteren hat PIECH (1924a, 1924b) für *Scirpus paluster* und *lacustris* genauer verfolgt; sie werden aus dem Zytoplasma der Pollenmutterzelle ausgeschieden und in eine sekundäre, aus Kallose bestehende Wandverdickung eingeschlossen (Abb. 3, Fig. 16) und sind dort als stark färbbare Massen noch lange sichtbar. Bei *Carex acuta* hat dagegen JUEL (1900a, S. 655) beobachtet, daß auch die drei kleineren

¹⁾ Auf die merkwürdige Auffassung dieses Autors über die Rolle des vegetativen Kernes wird hier nicht eingegangen.

²⁾ Was sonst nur in einzelnen Fällen als Abnormität vorkommt und z. B. von MONTANELLI (1907) an *Cucurbita pepo* beobachtet wurde.

Tetradenkerne noch Vorbereitungen zur Teilung zeigen und sich sogar teilen können.

Eine zweite Besonderheit in der Entwicklung des Cyperaceenpollens liegt in der Art und Weise, wie die Teilung des primären Pollenkerns erfolgt. Diese geht nämlich nicht in der Nähe der Pollenwandung, sondern in der Mitte des Pollenkorns (vgl. Abb. 3, Fig. 15) vor sich. Die immer in der Längsrichtung der Pollenmutterzelle orientierte Spindel schließt sich auch nicht an die periphere Hautschicht an. Nach der Teilung wachsen die beiden Kerne nicht gleichmäßig. Um den kleineren — den generativen — sammelt sich das Zytoplasma in auffälliger Dichte an und in der Verdichtungszone bilden sich zwei konzentrische Hautschichten aus, von denen die innere der generativen, die äußere der vegetativen Zelle angehört. In dieser Weise wenigstens hat JUEL (1900 a) die Bildung der generativen Zelle bei *Carex* und PIECH (1924 b) bei *Scirpus palustris* beschrieben. Ein solches Herausschneiden einer kleineren kugelförmigen Zelle aus dem Inneren eines größeren Protoplasten ist zwar nicht ganz unbekannt bei Angiospermen (vgl. TISCHLER 1921/22, S. 352, insbesondere auch die Fußnote), aber hier geht sie auffallenderweise ohne Vermittlung eines Phragmoplasten oder besser einer „Phragmosphäre“ vor sich; wenigstens ist keine solche gesehen worden.

Daß die Teilung des primären Pollenkernes nicht wie gewöhnlich an der Pollenwand, sondern in der Mitte der Zelle erfolgt, wurde auch von SCHÜRHOFF (1921 b) bei *Sambucus racemosa* beschrieben. Bei *Rafflesia Patma* geht nach ERNST und SCHMID (1913) die Teilung des primären Pollenkernes so vor sich, daß zunächst eine sich krümmende Zellplatte angelegt wird; diese Anlage wird jedoch rückgebildet und verschwindet, ohne daß es zur Bildung einer generativen Zelle kommt, die der vegetativen einverleibt wird. Nach CHAMBERLAIN (1897) soll bei *Salix*-Arten keine Wand zwischen generativem und vegetativem Kerne gebildet werden.

Der letzte zur Vollendung des männlichen Gametophyten notwendige Teilungsschritt betrifft nur die generative Zelle. Teilungen des vegetativen Kerns sind wohl vereinzelt in der Literatur angeführt, doch scheinen sie meist erst im Pollenschlauch einzutreten; nur bei *Eichhornia crassipes* (SCHÜRHOFF 1922 a) und für *Hemerocallis fulva* (FULLMER 1899; vgl. auch SCHÜRHOFF 1913) ist eine Teilung des vegetativen Kernes innerhalb des Pollenkornes bekannt.

Die Teilung des generativen Kernes vollzieht sich entweder im Pollenschlauche oder schon im Pollenkorn; im letzteren Falle wird das Pollenkorn dreikernig; im ersteren bleibt es zweikernig. Ein interessantes Verhalten des Pollens, das intermediär zwischen den beiden genannten liegt, bildet *Viscum album*. Bei dieser Pflanze erfolgt nach SCHÜRHOFF (1922 b) die Teilung des generativen Kernes wohl im Pollenkorn, tritt aber erst ein, nachdem dieses einen Pollenschlauch erzeugt hat.

Ebenso wie im zweikernigen Pollen der generative Kern entweder in einem deutlich abgegrenzten Eigenplasma liegt oder augenscheinlich nackt ist, können im dreikernigen nackte Spermakern oder deutliche Spermazellen zur Beobachtung gelangen. Das Vorhandensein von nackten Spermakernen hat durchaus nicht unbedingt die Existenz eines nackten generativen Kernes zur Voraussetzung, wie das Verhalten von *Sagittaria*

sagittaeifolia (SCHÜRHOFF 1921b) beweist. Bei dieser wird in der gewöhnlichen Weise zunächst eine generative Zelle angelegt, die sich aber vor der Teilung ihres Kernes auflöst. Bei dieser Mitose wird keine Zellplatte angelegt und der Phragmoplast verschwindet nach der Teilung. In der Telophase sind auffallenderweise die Tochterkerne der Spindel in die Länge gestreckt, während sie doch sonst quer gestreckt sind.

Die Gestalt der Spermazellen zeigt bisweilen recht Auffallendes. Langgestreckte Formen sind bei zahlreichen Gräsern bekannt. Bei

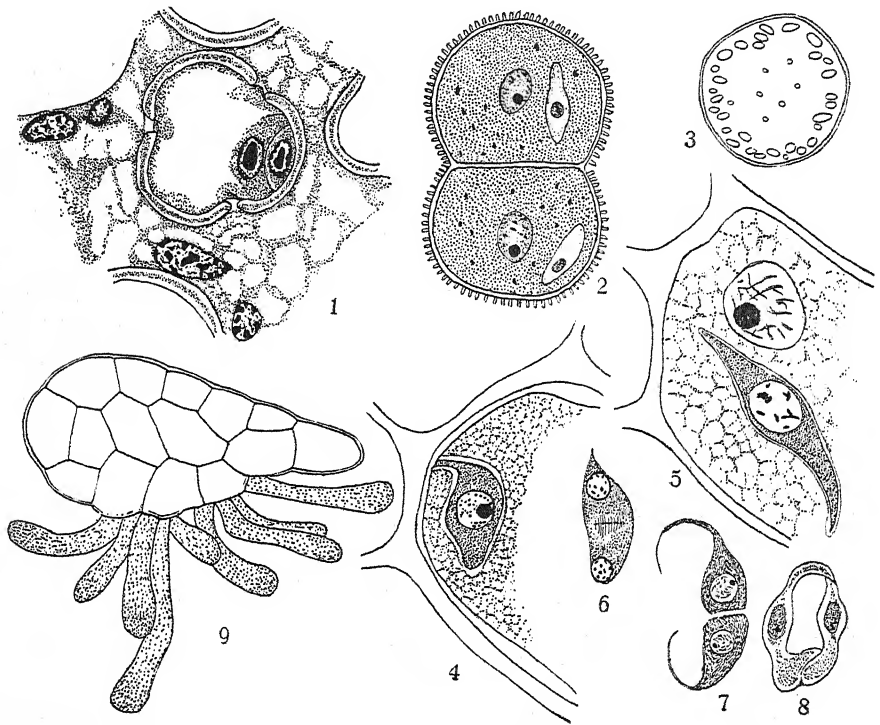


Abb. 4. Fig. 1. Pollenkorn von *Valeriana officinalis* mit wandständiger generativer Zelle; ringsum Periplasmodium. — Fig. 2. Gepaarte Pollenkörner von *Podostemon subulatus* mit generativer Zelle. — Fig. 3. Scheidewand mit Tüpfeln zwischen den gepaarten Pollenkörnern von *Podostemon*. — Fig. 4—8. *Asclepias Cornuti*. Fig. 4. Eindringen der generativen Zelle in die vegetative. — Fig. 5. Generative Zelle von der Wand abgelöst und spindelförmig; darüber vegetativer Kern. — Fig. 6. Generative Zelle in Teilung. — Fig. 7, 8. Spermazellen, kaulquappenförmig. — Fig. 9. Pollinium von *Vincetoxicum nigrum*, auskeimend. — Fig. 1 nach ASPLUND, Fig. 2 und 3 nach MAGNUS, Fig. 4—8 nach FINN, Fig. 9 nach GUIGNARD. Vergr.: Fig. 1, 4—8 650fach, Fig. 2, 3 1370fach, Fig. 9 200fach.

Silphium sind die Spermazellen nach MERRELL (1900) spiralförmig gedreht, und bei *Ulmus* nach SHATTUCK (1905) linsenförmig. Bei *Asclepias Cornuti* hat FINN (1925) in jüngster Zeit Bau und Entwicklung der Spermazellen genauer beschrieben. Die Teilung der generativen Zelle erfolgt hier unter Ausbildung einer Zellplatte (Abb. 4, Fig. 6). Die beiden Spermazellen sind voneinander deutlich geschieden, bleiben

jedoch im Pollenkorn nahe beisammen. Sie besitzen eine Gestalt, die der Autor mit der von Kaulquappen vergleicht und die in der Weise zustande kommt, daß die generative Zelle zur Zeit der Teilung eine spindelförmige Form besitzt. Die lang ausgezogenen Enden dieser letzteren werden zu dem schwanzartigen Fortsatz der Spermazellen, die sich durch die Struktur und die Färbbarkeit deutlich von dem Zytoplasma der vegetativen Zelle abheben. Im Gegensatz zu Beobachtungen GUIGNARDS hat FINN (1926) festgestellt, daß auch bei *Vincetoxicum nigrum* und *officinale* im Pollenkorn zwei Spermazellen mit dichtem und scharf abgegrenztem Eigenplasma vorhanden sind. Überhaupt gewinnt man den Eindruck, daß durch die neueren Untersuchungen die Zahl derjenigen Pflanzen, wo deutlich Spermazellen im Pollenkorn nachzuweisen sind, in Zunahme begriffen ist gegenüber denjenigen, bei welchen nur nackte Spermkerne gesehen wurden.

Bei einigen Pflanzen ist bekannt, daß zwischen den Spermazellen im Pollenkorn einige Zeit hindurch eine plasmatische Verbindung erhalten bleibt. So sind nach SHATTUCK (1905) bei *Ulmus americana* die linsenförmigen Spermazellen untereinander durch eine fadenförmige Brücke verbunden, und ähnliches ist von *Blodea* (WYLIE 1904), *Vallisneria* (WYLIE 1923) und bei *Scirpus* (PIECH 1924b; vgl. Abb. 3, Fig. 16) bekannt. Möglicherweise ist diese Erscheinung als Ausdruck der Art und Weise zu werten, wie sich bei diesen Pflanzen die Teilung der generativen Zelle vollzieht. In diesen Fällen erfolgt die Teilung der generativen Zelle nicht durch Vermittlung einer Zellplatte, sondern eine lange Zeit sich hinziehende Einschnürung, die in Form einer fadenförmigen Brücke bei *Vallisneria spiralis* bis zum Eintritt in den Embryosack erhalten bleibt; vgl. ferner die Angaben über *Juglans* (NAWASCHIN und FINN 1913) und *Myosurus* (TSCHERNOJAROW 1926).

Der männliche Gametophyt ist jedenfalls eine Bildung, die wir als Produkt einer weit vorgeschrittenen Reduktion auffassen müssen. Auf die Frage, wie diese Reduktion zustande gekommen ist und inwieweit sich der männliche Gametophyt der Angiospermen mit dem der Gymnospermen homologisieren läßt, soll hier nicht eingegangen werden. Hier soll nur darauf hingewiesen werden, daß in jüngster Zeit SCHÜRHOFF (1924b) der verschieden weit durchgeführten Ausgestaltung des männlichen Gametophyten innerhalb des Pollenkornes eine phylogenetische Bedeutung zuerkennt. Wie eben erwähnt wurde, enthält das ausgebildete Pollenkorn neben dem vegetativen Kern entweder den generativen oder schon die beiden Spermkerne, das Pollenkorn ist daher entweder zwei- oder dreikernig, und zwar ist dieses Verhalten zum mindesten innerhalb derselben Art¹⁾, meist sogar innerhalb derselben Familie konstant. SCHÜRHOFF betrachtet nun die Dreikernigkeit des Pollens als einen phylogenetisch weiter vorgeschrittenen Zustand und der Gedanke, der dieser Auffassung zugrunde liegt, erscheint in der Tat bestechend. Wir können nämlich aus der Stammesgeschichte der Cormophyta die Tendenz

¹⁾ Durch Änderung der äußeren Bedingungen jedoch verschiebbar. STRASBURGER (1888, S. 53) erreichte es bei *Chlorophytum Sternbergianum*, wo normalerweise die Teilung des generativen Kernes erst im Pollenschlauch erfolgt, daß sich der generative Kern noch innerhalb des Pollenkornes teilte. „Diese Teilung erfolgte in ca. 10 prozentigen, mit 1½% Gelatin versetzten Zuckerlösungen bei Temperaturen von 25° im Wärmeschrank schon nach etwa einer Stunde.“

herauslesen, daß mit zunehmender Entwicklungshöhe immer mehr die geschlechtliche Generation unselbständig wird und in immer engerer Verbindung mit der ungeschlechtlichen ihre Ausgestaltung erfährt. Von diesem Gesichtspunkt aus sieht SCHÜRHOFF in der Dreikernigkeit des Pollens „den letzten Schritt in der Richtung, die gesamte Ausbildung der haploiden Generation auf der diploiden zu Ende zu führen“. In Übereinstimmung damit vertritt er die Anschauung, daß sich die Dreikernigkeit des Pollens unabhängig in den phylogenetisch jüngsten Zweigen des Angiospermenstammbaumes durchgesetzt hat, daß „ein Zurückkehren aus dem dreikernigen in das zweikernige in keinem Falle anzunehmen ist“ und jedenfalls dem Merkmal eine systematische Bedeutung zukommt. In letzterer Hinsicht stützt sich SCHÜRHOFF darauf, daß dreikerniger Pollen in der Reihe der Geraniales (ENGLER) vorherrscht, dagegen z. B. bei den Rosales, Sapindales, Rhamnales im reifen Pollen der generative Kern, soweit wir wissen, ungeteilt ist. Wenn auch derjenige, der nicht an die Einheitlichkeit der ENGLERSchen Geraniales glaubt, aus dieser Beweisführung keine überzeugenden Gründe schöpfen kann, dürfte er doch in den ganzen Anschauungen SCHÜRHOFFS eine wertvolle Arbeitshypothese erblicken, die jedenfalls zur Folge haben wird, daß die Kernzahl im reifen Pollen bei künftigen Untersuchungen mehr beachtet wird.

Die folgende Liste erhebt nicht annähernd den Anspruch auf Vollständigkeit, sie soll nur eine Anzahl Beispiele anführen, die im allg. nicht den von SCHÜRHOFF berücksichtigten Reihen angehören. Im allgemeinen ist zu bemerken, daß die Kernzahl innerhalb kleinerer Formenkreise konstant zu sein scheint. Indes gibt es auch da Ausnahmen. *Lilium martagon* hat zweikernigen, *Lilium auratum* (COULTER und CHAMBERLAIN 1903, S. 134) dreikernigen Pollen. Ebenso erfolgt bei *Burmannia Championii* und *candida* die Teilung des generativen Kernes erst im Pollenschlauch, bei *B. disticha* meist im Pollenkorn (SCHOCH 1924). Im allgemeinen dürfte jedoch sogar innerhalb der Familien einheitliches Verhalten herrschen.

Zweikerniger Pollen: *Peperomia* (JOHNSON 1900b, ABELE 1923), *Nymphaea alba*, *rosea* (WEFELSCHIED 1911), *Salix* (CHAMBERLAIN 1897), verschiedene Malvaceae (STENAR 1925b), *Entelea palmata* (STENAR 1925b), *Vitis* (DORSEY 1914), *Primula* (DAHLGREN 1916), *Convallaria* (WIEGAND 1899), *Erythronium* (SCHAFFNER 1901), *Chlorophytum Sternbergianum* (STRASBURGER 1888, S. 53), *Drimiopsis maculata* (BARANOW 1926), *Ixolirion montanum*, *Hypoxis procumbens* (STENAR 1925b), *Eichhornia* (R. W. SMITH 1898), *Himantoglossum hircinum* (K. HEUSSER 1915), *Calopogon pulchelles* (PACE 1909) und verschiedene andere Orchidaceae (GUIGNARD 1882b), *Symplocarpus* (DUGGAR 1900).

Dreikerniger Pollen: *Melandrium* (SCHÜRHOFF 1921b), *Thelygonum cynocrambe* (SCHNEIDER 1913), *Papaver*, *Hesperis*, *Archangelica* (STRASBURGER 1884), *Rhopalocnemis phalloides* (LOTSY 1901), *Asclepias*, *Cornuti*, *Vincetoxicum* (FINN 1925, 1926), *Sambucus* (SCHÜRHOFF 1921b), *Daphne* (OSAWA 1913a), verschiedene Compositae, *Alisma* (SCHAFFNER 1896), *Sagittaria* (SCHAFFNER 1897b, SCHÜRHOFF 1921b), *Ruppia* (MURBECK 1902b), *Najas major* (GUIGNARD 1899d), *Elodea* (WYLLIE 1904), *Triticum* (GOLINSKI 1893), *Avena* (TANNERT 1905), *Luzula campestris*, *Oxychloë andina* (BRENNER 1922), *Koenigia islandica* (HAGERUP 1926), *Draba verna* (VANDENDRIES 1909), *Myosurus minimus* (TSCHERNONJAROW 1926).

Weitere Angaben über die Verbreitung der Zwei- und Dreikernigkeit des Pollens bei SCHÜRHOFF (1924a und 1926b).

Der männliche Gametophyt der Angiospermen enthält normalerweise immer nur zwei oder drei Kerne. Er zeigt darin eine bedeutend größere Konstanz als der Embryosack, wo in manchen Fällen normalerweise 16 Kerne ausgebildet werden, wo ferner auch andere Kernzahlen auftreten können als die gewöhnlichen acht.

Eine abnorme Vermehrung der Kernzahl im Pollenkorn wurde jedoch in mehreren Fällen beobachtet. Bei *Lilium tigrinum* (CHAMBERLAIN in COULTER, CHAMBERLAIN und SCHAFFNER 1897), *Eichhornia crassipes* (R. W. SMITH 1898) und *Sparganium simplex* (CAMPBELL 1899c) wurde eine an der Wand des Pollenkornes auftretende kleine Zelle beobachtet, die nichts mit der generativen Zelle zu tun hat, die doch auch anfangs wandständig ist. Denn sie war auch nach der Bildung der generativen Zelle oder der Spermakerne vorhanden. Die von COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 134f.) zum Teil für diese Zelle verwendete Bezeichnung „Prothalliumzelle“ ist wenig empfehlenswert, da es kaum angeht, diese Zellen mit den Prothalliumzellen im Pollenkorn der Gymnospermen zu homologisieren. Es handelt sich ja um eine ganz vereinzelte Erscheinung bei Pflanzen, die kaum als primitiv angesehen werden können. In neuerer Zeit hat WÓYCICKI (1911b) dieselbe Erscheinung vereinzelt bei *Yucca recurva* gesehen. CHAMBERLAIN hat übrigens auch andere Abnormitäten bei *Lilium*-Arten beobachtet, z. B. einmal drei Kerne in der generativen Zelle bei *L. auratum*, einen großen und einen kleinen Kern in der generativen Zelle von *L. tigrinum* und bei derselben Art war einmal der vegetative Kern in einige verschieden große Kerne zerfallen (vgl. ferner SCHÜRHOFF 1913, 1922a). Die Ursachen dieser Abnormitäten kennen wir nicht, es kommen äußere in Betracht, wie Licht, Wärme und Feuchtigkeitsverhältnisse, vor allem aber innere, wie z. B. Bastardierung. In der Tat finden wir unter den Bastarden sehr häufig Entwicklungsstörungen, die sich in der Ausbildung des männlichen Gametophyten äußern. Unter anderen Unregelmäßigkeiten ist bei Bastarden auch die Ausbildung von Riesenpollenkörnern bekannt, die im allgemeinen allerdings einkernig zu bleiben scheinen. Mehrkernige Riesenpollenkörner wurden dagegen in petaloiden Antheren von *Hycinchthus* von NĚMEC (1898) beobachtet. Sie machten bisweilen mehrere Mitosen durch und erlangten sogar bisweilen eine Ausgestaltung, die weitgehende Ähnlichkeit mit einem achtkernigen Embryosack aufwies.

Einige andere Fälle abnormer Kernvermehrung im männlichen Gametophyten werden ferner bei der Besprechung des Pollenschlauches erwähnt werden.

5. Der fertige Pollen

Die reifen Pollenkörner, die in einer außerordentlich großen Zahl gebildet werden (vgl. darüber STRASBURGER 1909a, S. 34), treten entweder als Einzelkörner oder in Verbänden auf. Von den letzteren sind die Pollentetraden am häufigsten und für größere systematische Gruppen, z. B. die Ericaceae, charakteristisch. Innerhalb der Mimosaceae ist Einzelpollen, Tetradenpollen und und solcher in größeren Verbänden zu 8, 12, 16, 32 und 36 bekannt (ROSANOFF 1865, ENGLER 1876). Einen

sonst nicht bekannten Pollenverband beschreibt MAGNUS (1913) bei *Podostemon subulatus* (Abb. 4, Fig. 2, 3), indem hier zwei Pollenkörner, jedes mit vegetativem Kern und generativer Zelle, eine Verbreitungseinheit bilden. Die zwischen beiden Pollenkörnern liegende Scheidewand ist mit Tüpfeln versehen. Nur ein Pollenkorn soll einen Pollenschlauch erzeugen und das andere gewissermaßen als Nahrungsspeicher dienen, der vom ersteren aufgezehrt wird.

Von fertigem, d. h. verbreitungsfähigem Pollen sprechen wir dann, wenn eine Exine ausgebildet ist, die deutlich von einer inneren Schichte, der Intine, verschieden ist. Nur bei verhältnismäßig wenigen Pflanzen besitzt das Pollenkorn keine Exine und zwar handelt es sich da um solche, die unter Wasser blühen, wie schon SCHACHT (1850, S. 188) bekannt gewesen ist. Auch HOFMEISTER (1852) sagt, daß beim *Zostera*-Pollen keine Exine vorhanden ist und ähnliches gilt für *Najas*, *Ceratophyllum* (vgl. GOEBEL 1923, S. 1709). Zweifelloso handelt es sich dabei um einen Verlust der Exine, der durch die submerse Lebensweise hervorgerufen wurde. Pollenverbände wie die Massulae der Orchidaceae oder Asclepiadaceae der Pollentetraden haben nur eine gemeinsame Exine und Intine. Während diese beim Einzelpollen erst nach der Tetradenteilung gebildet werden, entstehen sie bei den Massulae von *Himantoglossum*, wie K. HEUSSER (1915) beobachtet hat, während der Vorbereitung zur heterotypischen Teilung.

Die Gestalt der Pollenkörner ist nur selten durch die Gestalt der Pollenmutterzelle bedingt. Dies gilt z. B. für *Zostera*, wo schon die fadenförmige Gestalt vor der Tetradenteilung vorhanden ist. Nach dieser erfährt jedoch das Pollenkorn eine weitere Streckung (ROSENBERG 1901b). Der ebenfalls fadenförmige Pollen von *Phycagrostis* erreicht jedoch seine Länge erst nach der Tetradenteilung (GOEBEL 1923, S. 1709).

Das Aussehen der Pollenkörner ist im übrigen durch die Exine bestimmt. Auf die Mannigfaltigkeit, die im Bau derselben herrscht, wird in diesem Buche nicht eingegangen. Hier soll die morphologische Einteilung der Pollenkörner nach ihrer Exine wiedergegeben werden, die wir H. FISCHER (1890) verdanken. Bei dieser Einteilung benutzt H. FISCHER in erster Linie einige Struktureigentümlichkeiten der Exine und versteht unter Keimporen Löcher in derselben, während er verdünnte Stellen derselben im allgemeinen als Austrittstellen bezeichnet. Austrittstellen, welche länggestreckt, am trockenen Korn scharf eingefaltet und meist einander parallel sind, so einen bipolaren Bau des Kornes bedingend, heißen Falten. H. FISCHER unterscheidet im ganzen sieben Klassen:

- I. Klasse. Exine fehlt (Beispiele siehe oben).
- II. Klasse. Exine ringsum gleichmäßig ausgebildet, ohne Austrittstellen oder Keimporen; die Intine sehr quellbar (*Zanichellia palustris*, Juncaceae, *Trillium*, *Lapageria*, *Crocus vernus*; *Musa*, *Canna*, *Peperomia*, *Populus*).
- III. Klasse. Mit Austrittstellen:
 1. mit einer Austrittsstelle (Gramineae, *Sparganium*),
 2. mit zwei Austrittsstellen (*Nidularium amazonicum*, *Fuchsia fulgens*),
 3. mit drei oder mehr Austrittsstellen in einem größten Kugelkreise (*Chloranthus inconspicuus*, *Phaseolus*, *Tilia*,

die meisten Oenotheraceae, *Diervillia*, *Symphoricarpus*, *Cucumis sativus*, *Campanula*),

4. mit vier oder mehr Austrittsstellen, die nicht in einer Ebene liegen, sondern regelmäßig über die ganze Oberfläche verteilt sind (*Alisma plantago*, Cyperaceae, *Celosia cristata*, *Chenopodium urbicum*, viele Caryophyllaceae, *Thalictrum*, *Ribes*, *Opuntia vulgaris*).

IV. Klasse. Mit einer oder mehreren Falten:

1. mit einer Falte (*Butomus umbellatus*, *Pitcairnia Roezlii*, *Allium victorale*, *Fritillaria imperialis*, *Lilium martagon*, *Narcissus Tazetta*, *Gladiolus imbricatus*, *Magnolia obovata*, *Drimys Winteri*),
2. mit zwei einander gegenüberliegenden Falten (*Calycanthus floridus*, *Hypecoum procumbens*),
3. mit drei parallelen Falten in gleichen Abständen (*Tulipa Gesneriana*, *Clusiana*; zahlreiche *Dicotyledones*),
4. mit mehr als drei parallelen Falten (*Polygala amara*, *Viola odorata*),
5. mit mehreren nicht parallelen Falten (*Thesium intermedium*),
6. mit einer spiraligen oder mehreren parallelen ringförmigen Falten (*Berberis vulgaris*, *Mimulus luteus*),

V. Klasse. Mit Keimporen in den Falten.

1. Keimporen einzeln inmitten der Falten (*Polygonum bistorta*, *Parnassia palustris*).
2. In jeder Falte zwei Keimporen (*Neurada procumbens*).

VI. Klasse. Keimporen nicht in Falten, frei auf der Oberfläche des Kornes (*Costus igneus*, *Pandanus furcatus*, *Corylus avellana*, *Urtica dioica*).

VII. Klasse. Mit einem oder mehreren Deckeln (*Cucurbita pepo*, *Passiflora coerulea*, *Nymphaea dentata*).

Außer den bei dieser Einteilung verwendeten Struktureigentümlichkeiten finden wir Höcker, Stacheln usw., welche zusammen das Aussehen des Pollens ungemein mannigfaltig gestalten. In beschränktem Maße haben sich die Eigenschaften der Exine als wertvoll für die Systematik erwiesen, z. B. bei den Acanthaceae. Vgl. auch PARMENTIER (1901).

Hinsichtlich der Entwicklung der Pollenmembranen ist zunächst hervorzuheben, daß zum mindesten die erste Anlage derselben als Ausscheidung des Mikrosporenprotoplasten entsteht. Die stark pektinhaltige Membran der Pollenmutterzelle und ebenso die Septen, die nach der Teilung derselben zwischen den Mikrosporen angelegt werden, verquellen, sie sind als hyaline Zone um die Tetraden herum eine Zeitlang nachweisbar, gehen aber dann vollkommen im Antherensaft auf; jedenfalls wird kein Teil von ihnen zur Pollenmembran. Die erste Anlage der Sporenbedeckung ist eine dünne Membran, welche allmählich in die Dicke wächst, entweder durch die Fähigkeit des Protoplasten oder durch Ablagerung von Substanz von außen her aus der Antherenflüssigkeit, allenfalls unter Mitwirkung eines Periplasmodiums. Diese zwei Hauptarten der Bildung brauchen übrigens einander nicht auszuschließen, sie können an derselben Pflanze zusammenwirken, wir brauchen auch nicht

anzunehmen, daß alle Sporenhäute auf dieselbe Weise gebildet werden. Vgl. im übrigen über diesen Gegenstand STRASBURGER (1882 a, 1889, 1907), BEER (1906, 1911), TISCHLER (1908), SHARP (1921, S. 194—197), WÓYCICKI (1911 a, 1911 c), und die weitere in diesen Arbeiten verzeichnete Literatur.

Hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung von Intine und Exine, von denen die letztere oft noch eine weitere Differenzierung in mehrere Schichten erfährt, zeichnet sich zunächst die Exine durch chemische Widerstandsfähigkeit aus. Sie ist in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich oder widersteht ihr wenigstens länger als andere Membranen, sie enthält vor allem Pektinstoffe und ist kutikularisiert. Zellulose scheint ihr im allgemeinen zu fehlen. Die Intine besteht aus reiner Zellulose oder aus reinen Pektinstoffen oder aus einer Mischung beider; manchmal kommen Lagen von reiner oder modifizierter Callose dazu (BIOURGE 1892). Eine Kutikula fehlt der Intine, nur dort, wo die Exine dünn oder durchbrochen ist, kann eine solche ausgebildet werden (BIOURGE 1892, TISCHLER 1908; vgl. ferner MANGIN 1886, 1889 a, 1889 b, H. FISCHER 1890).

Die Intine kann übrigens während der Ausbildung des Pollens ihr Aussehen ändern. Die die Massulae von *Himantoglossum* überziehende Intine erreicht zur Zeit der Tetradenteilung die größte Dicke und hernach wird sie um die Hälfte oder mehr dünner. K. HEUSSER (1915) vermutet, daß hier die Intine, die nach seinen Beobachtungen aus Callose besteht, als Speicher für Reservestoff fungiere. Auf die Intine beziehen sich auch ähnliche Angaben, die BROUGH (1924) über die Wand des Pollenkorns von *Styphelia longifolia* bringt. Er sah an einkernigem Pollen enorm verdickte, geschichtete Wände, während der fertige Pollen viel dünnwandiger ist, und glaubt ebenfalls, daß die verdickten Wände der jüngeren Mikrosporen als Reservestoff fungieren.

Eine grundsätzlich wichtige Frage ist die, ob die Form, die äußere und innere Struktur des Pollenkornes von diesem selbst, also vom Gametophyten, oder von seiner Umgebung, dem Sporophyten, bestimmt wird. Mit anderen Worten: überwiegt die physiologische Abhängigkeit vom Diplonten oder die phylogenetisch bedingte Selbständigkeit des Haplonten bei der Formgebung des Pollenkornes. In diese Frage werfen Beobachtungen an F_1 -Bastarden solcher Eltern einiges Licht, welche in ihrem Pollen deutliche Unterschiede erkennen lassen. Derartige Angaben liegen bezüglich einiger *Oenothera*-Bastarde vor. Nach RENNER (1919 a) besitzen die diploiden *Oenothera*-Rassen dreilappigen, die tetraploiden vierlappigen Pollen. Die triploiden, durch Kreuzung zu gewinnenden *semigigas*-Formen zeigen nun bereits im Pollen äußerlich das nach den Vererbungsgesetzen zu erwartende Gemisch beider Pollenarten. Ferner unterscheiden sich *Oen. Lamarckiana* und *muricata* durch die Pollengröße und die Form ihrer Stärkekörner. Genaue Messungen an dem Pollen des Bastardes ergaben hinsichtlich der Größe wohl nur eine, aber eine deutlich zweigipfelige Kurve und die Gestalt der Stärkekörner läßt jedes Pollenkorn mit Sicherheit dem einen oder anderen Elter zuweisen. „Was MENDEL geahnt hat, ist hier mit Augen zu sehen. Der Bastard erzeugt zweierlei Keimzellen . . ., die den Keimzellen der Eltern entsprechen.“ Diese grundsätzlich so außerordentlich wichtigen Feststellungen (vgl. ferner RENNER 1919 b) sprechen dafür, daß die physiologische Abhängigkeit des sich entwickelnden Pollens nicht so weit geht,

um seine genotypisch bedingte Ausbildungsweise zu unterdrücken; es wird, mit anderen Worten, die Struktur des Pollens von ihm selbst bestimmt. Auch WARTH (1925) hält es für wahrscheinlich, daß in der Gattung *Fuchsia* die Zahl der Keimporen allein durch den Haplonten bestimmt wird.

B. Der weibliche Gametophyt

1. Das Ovulum

Das Makrosporangium der Angiospermen entsteht als ein kleiner Höcker auf der Plazenta und an seiner Bildung nehmen das Dermatogen und die darunterliegende Schichte oder die darunterliegenden Schichten teil. Dieser Höcker wächst in manchen Fällen gerade und senkrecht auf die Oberfläche, aus der er sich erhoben hat, weiter, dann entsteht ein atropes Ovulum; in den meisten Fällen ändert er seine Richtung, dann entsteht je nach dem Grade der Krümmung ein hemitropes, anatropes, amphitropes oder kampylotropes Ovulum¹⁾ (GOEBEL 1923, S. 1720 ff.). Vgl. Abb. 5. Diese Typen der Samen-

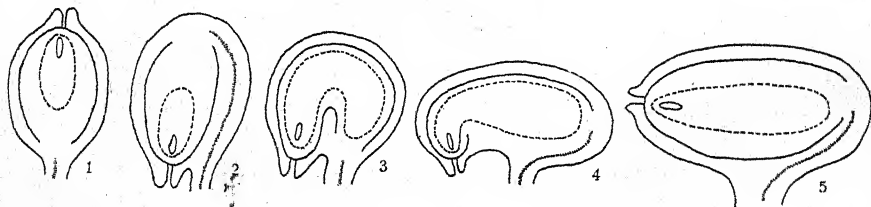


Abb. 5. Hauptformen des Ovulums nach GOEBEL; 1 atrop, 2 anatrop, 3 amphitrop, 4 kampylotrop, 5 hemitrop.

anlagen sind durch zahlreiche Übergänge verbunden; auch kann sich der Charakter derselben im Verlaufe der Ontogenie ändern (NETOLITZKY 1926).

Der junge Ovularhöcker erfährt meistens eine Differenzierung, indem er die Integumente in der Ein- oder Zweizahl ausbildet. Diese gehen aus ringförmig um die Anlage entstehenden Wülsten hervor, die in der Regel den mittleren Teil des Ovulums — den Nuzellus — mehr oder weniger umschließen. Ist die Umwachsung des Nuzellus vollendet, so ist meistens ein engerer oder weiterer Kanal über der Spitze des Nuzellus vorhanden, die Mikropyle. Wenn nur ein Integument da ist, bildet dieses die Mikropyle; sind zwei vorhanden, kann entweder die Mikropyle von beiden gebildet sein und sie besteht dann aus dem vom äußeren Integument gebildeten Teil, dem Exostom, und dem vom inneren ge-

¹⁾ HOFMEISTER (1858, S. 88) unterscheidet umgebogene und gekrümmte Ovula. „Als Biegungen bezeichne ich Abweichungen der Längsachse des Eichens von der geraden Linie, an denen der Funikulus keinen Anteil nimmt; als Krümmungen solche, an denen der Funikulus sich beteiligt.“

bildeten, dem Endostom, oder es kann sich nur eines der beiden Integumente zur Bildung der Mikropyle zusammenschließen, während das andere im Wachstum zurückbleibt, dann ist entweder nur ein Endostom oder nur ein Exostom vorhanden.

Der Nuzellus hat verschiedenartige Ausbildung. In vielen Fällen ist er groß und besteht aus einer Epidermis¹⁾ und einem vielzelligen Gewebe, von welchem nur ein Teil den Charakter des Archespors hat. Er wird bei der Entwicklung des Embryosackes nie vollkommen aufgezehrt und liefert sogar oft das im reifen Samen bestehende Perisperm. Eine Samenanlage mit solchem Nuzellus nennen wir crassinuzellat. In anderen Fällen ist der Nuzellus klein und besteht nur aus der Epidermis und dem von dieser bedeckten Archespor, das entweder ein- oder mehrzellig ist; er wird bei der Entwicklung des Embryosackes meist aufgezehrt. Eine Samenanlage mit solchem kleinen Nuzellus heißt tenuinuzellat. Die Ausdrücke crassi- und tenuinuzellat stammen von VAN TIEGHEM²⁾ und wir ziehen sie den von WARMING (1913) gebrauchten: eusporangiat und leptosporangiat, vor mit Rücksicht auf die Verwendung dieser Ausdrücke in anderem Sinne innerhalb der Pteridophyten. Das Ovulum der Angiospermen ist durchaus eusporangiat im Sinne der bei den Farnen gebrauchten Terminologie. Im übrigen schließen wir uns der Einteilung der Ovula nach WARMING an und unterscheiden folgende Typen:

1. Crassinuzellates, bitegmisches Ovulum; weit verbreitet unter den Choripetalen und Monokotyledonen.

2. Crassinuzellates, unitegmisches Ovulum; Beispiele: *Betula*, *Salix*, einige Ranunculaceae.

3. Tenuinuzellates, bitegmisches Ovulum; Beispiele: Primulaceae, *Hypericum*, Ebenaceae, viele Orchidaceae.

4. Tenuinuzellates, unitegmisches Ovulum; unter den Sympetalen weit verbreitet.

5. Nacktes Ovulum; Integumente fehlen; Beispiele: Santalaceae, Balanophoraceae, *Crinum*³⁾.

Die Ausdrücke tenuinuzellat und crassinuzellat charakterisieren natürlich nur Typen, die durch Übergänge verbunden sind. Solche äußern sich z. B. darin, daß innerhalb der Epidermis des Nuzellus neben dem Archespor nur einige wenige vegetative Zellen vorhanden sind. In manchen Fällen erinnert die Persistenz der Epidermis tenuinuzellater Samenanlagen an das Verhalten der crassinuzellaten. So bleibt bei

¹⁾ Diese ist stets zartwandig. Nur bei *Castalia odorata* und tropischen Arten dieser Gattung beschreibt COOK (1902, 1906) eine Nuzellusepidermis, deren Zellen an den Innenwänden und Seitenwänden verdickt sind.

²⁾ VAN TIEGHEM (1898, S. 189) hat die beiden Ausdrücke in etwas anderer Weise definiert: „Tantôt, en effet, le nucelle est gros, persistant jusqu'après la formation de l'oeuf, à endosperme [gemeint ist der Embryosack] plus ou moins profondément enfoncé; tantôt il est mince, ordinairement réduit sous l'épiderme à une seule file des cellules, et totalement digéré par l'endosperme bien avant la formation de l'oeuf. Dans le premier cas, l'ovule peut être dit crassinucellé, dans le second tenuinucellé“. Später (1901) gebrauchte VAN TIEGHEM statt crassi- und tenuinuzellat die Ausdrücke perpariété und transpariété, je nachdem der Nuzellus erhalten bleibt oder vor der Bildung der Eizelle verdrängt wird. In ganz anderer Weise versuchte ASPLUND (1920) die Begriffe crassinuzellat und tenuinuzellat zu umgrenzen.

³⁾ Zuerst angegeben von GOEBEL (1889), in neuerer Zeit bestätigt von SCHLIMBACH (1924) und STENAR (1925 b); -vgl. dagegen HOFMEISTER (1861).

Rafflesia (ERNST und SCHMID 1913) die Epidermis des kleinen Nuzellus lange bestehen, mindestens bis zum Beginne der Endospermibildung. In den tenuinuzellaten Samenanlagen der Heliotropiaceae teilt sich sogar die Epidermis durch perikline Wände, so daß der Eindruck eines großen Nuzellus entsteht (SVENSSON 1925). Ein noch auffallenderes Beispiel für ein solches pseudo-crassinuzellates Ovulum liefert *Sagina procumbens*, wo aus der ursprünglichen Epidermis des kleinen Nuzellus durch tangentiale Teilungen ein mächtiges mehrschichtiges Gewebe entsteht, das den fertigen Embryosack umgibt (SOUÈGES 1924 b). Vgl. Abb. 6, Fig. 6—8.

Ohne auf die Morphologie des Ovulums und seine Entwicklung des näheren einzugehen (siehe darüber insbesondere WARMING 1878, 1913, VAN TIEGHEM 1901, NETOLITZKY 1926 und die darin angeführte Literatur), möchten wir nur einiges Wichtige hervorheben: Das crassinuzellate bitegmische Ovulum stellt den ursprünglichsten Typus vor, von welchem die anderen abzuleiten sind (NETOLITZKY 1923). Der Reduktionsvorgang, durch den die abgeleiteten Typen entstanden sind, hat sich in den verschiedenen Ästen des Angiospermenstammbaumes selbständig und zum Teil auf verschiedene Weise vollzogen (vgl. auch HORNE 1914). Für den letzterwähnten Punkt bietet Beispiele die Entstehung des einfachen Integumentes aus dem doppelten. Bei den Rosaceae, die zum Teil ein einziges Integument haben, ist, nach heute noch vorhandenen Übergangsformen zu schließen, das einfache Integument durch Verwachsung zweier zustande gekommen (PÉCHOUTRE 1902, NETOLITZKY 1923) und ebenso wahrscheinlich bei gewissen Ranunculaceae und auch bei Papilionaceae¹⁾. Bei den Salicaceae dagegen dürfte es sich um den Verlust des inneren handeln; denn bei *Populus* finden wir Fälle, wo noch ein schwach entwickeltes und — was jedenfalls in Zusammenhang damit steht — verspätet angelegtes inneres Integument vorhanden ist (GRAF 1921), während bei *Salix* nur eines angelegt wird. Daß der kleine Nuzellus durch Reduktion aus dem großen entstanden ist (WARMING 1913, NETOLITZKY 1923), ergibt sich aus Übergangsreihen, die in mehreren Klassen der Angiospermen zu finden und wohl nur im Sinne einer Reduktion zu deuten sind (*Umbellales*, *Guttiferales*). Vollständiger Verlust der Integumente ist eingetreten z. B. bei den Santalaceae; vielleicht liegt aber auch da nur ein ähnlicher Fall vor wie bei vielen Apocynaceae und den Asclepiadaceae, für welche in der älteren Literatur ein nackter Nuzellus angegeben ist. GUIGNARD (1917) hat jedoch gezeigt, daß sich eine Übergangsreihe aufstellen läßt von solchen Formen, wo ein deutliches tenuinuzellates unitegmisches Ovulum vorhanden ist, zu solchen, wo eine innige — kongenitale — Verwachsung zwischen dem sehr kleinen Nuzellus und dem einzigen Integument stattgefunden hat (Abb. 6, Fig. 2—5). Derselbe Vorgang hat gewiß auch bei gewissen Rubiaceae stattgefunden, wo nach LLOYD (1902, 1905) nackte Samenanlagen vorkommen. Die am weitesten gehende Reduktion des Ovulums ist schließlich das bei Loranthaceae und Balanophoraceae anzutreffende Verhalten, wo es überhaupt zu keiner Differenzierung der Samenanlagen kommt und im zentralen Gewebe des Fruchtknotens Embryosäcke angelegt werden.

¹⁾ GUIGNARD (1881a) nimmt an, daß das Integument der unitegmischen Ovula gewisser *Lupinus*-Arten dem äußeren von bitegmischen entspricht.

Die in der Ein- oder Zweizahl auftretenden Integumente sind die normal um den Nuzellus auftretenden Hüllen. In manchen Fällen kommen aber noch weitere zur Ausbildung. Weit verbreitet ist der Arillus, worunter wir eine vom Funikulus ausgehende Umhüllung verstehen, und die Caruncula, eine Integumentwucherung in der Gegend der Mikropyle, die bei manchen Pflanzen ebenfalls die Samenanlage wenigstens teilweise

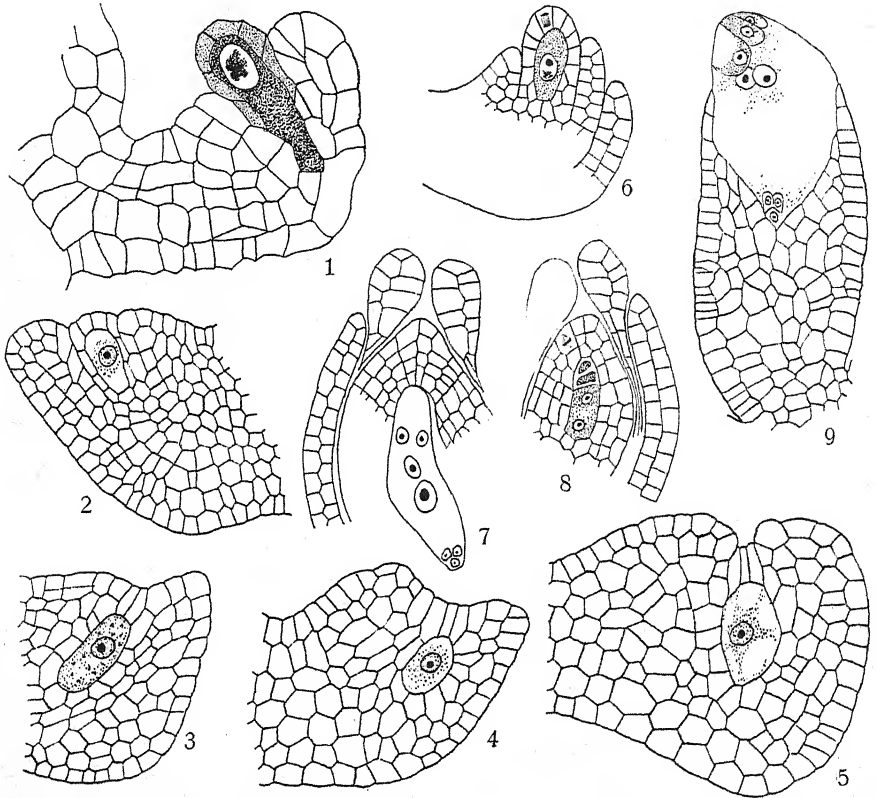


Abb. 6. Fig. 1. Ovulum von *Ramondia*, tenuinuzellat; die Archesporzelle reicht bis zur Epidermis in der Chalazagegend. — Fig. 2. Tenuinuzellates Ovulum von *Tabernaemontana Wallichii*. — Fig. 3—5. Tenuinuzellate Samenanlagen, deren Nuzellus mit dem Integument verschmolzen ist, Fig. 3 von *Apocynum cannabinum*, Fig. 4 und 5 von *Vincetoxicum nigrum*. — Fig. 6—8. *Sagina procumbens*, tenuinuzellates Ovulum, dessen Epidermis mehrschichtig wird. — Fig. 9. *Neurada procumbens*; Embryosack aus dem großen Nuzellus herauswachsend. — Fig. 1 nach GLIŠIĆ, Fig. 2—5 nach GUIGNARD, Fig. 6—8 nach SOUÈGES, Fig. 9 nach MURBECK. Vergr.: Fig. 1 600fach, Fig. 2 100fach, Fig. 3—5 510fach, Fig. 9 440fach, Fig. 6—8 vom Autor nicht angegeben.

umschließt (vgl. darüber NETOLITZKY 1926). Eine eigentümliche Umhüllung des Ovulums kommt ferner bei gewissen Cactaceae vor. Bei *Opuntia ficus indica* macht der sehr lange Funikulus eine volle Umdrehung um das eigentliche Ovulum und ist so stark verbreitert, daß er sich wie ein drittes Integument verhält (D'HUBERT 1896). Oft nehmen ferner Teile der Samenanlage, insbesondere des Funikulus, Anteil an

der Überleitung des Pollenschlauches zur Mikropyle. Die typisch differenzierten Überleitungseinrichtungen für diesen — die Obturatoren — gehören meist dem Fruchtblatte an.

Die meisten Samenanlagen besitzen eine auch in den spätesten Stadien erkennbare Mikropyle. In manchen Fällen fehlt sie jedoch. Dies kann zunächst in der Weise zustandekommen, daß die Stelle, wo das oder die Integumente über dem Nuzellus zusammenschließen, vollständig durch Verwachsung verschlossen wird, so daß eine Mikropyle anatomisch überhaupt nicht nachgewiesen werden kann, so bei gewissen Rosaceae wie *Alchemilla* (MURBECK 1901 b, 1902 a), *Sibbaldia* (ALBANESE 1904), *Poterium muricatum*, *Agrimonia eupatoria* (JUEL 1918), ferner *Ficus carica* (LONGO 1905 b), *Ficus hirta* (TREUB 1902), *Cynomorium coccineum* (PIROTTA und LONGO 1900, JUEL 1903 b, 1910) u. a. In anderen Fällen wird der Nuzellus überhaupt nicht ganz von den Integumenten umwachsen oder wächst sekundär aus der Mikropyle heraus. Ob das eine oder andere stattfindet, läßt sich oft nicht sicher entscheiden. Bei den hier zu nennenden Euphorbiaceae dürfte es sich um ein Zurückbleiben der Integumente handeln, z. B. bei *Euphorbia corollata* (F. M. LYON 1898), *Croton tiglium* (SCHLOTTERBECK 1896, 1898), ferner bei der Urticacee *Girardinia zeylanica* (GROSSBARD 1924)¹⁾. Ein sekundäres Herauswachsen des Nuzellus oder, nachdem dessen vegetatives Gewebe aufgelöst ist, des Embryosackes ist ebenfalls in einer Anzahl von Fällen beschrieben. Das älteste Beispiel diesbezüglich ist *Torenia* (STRASBURGER 1877); die Erscheinung ist aber seither wiederholt gesehen worden, so bei *Philadelphus coronarius* (VAN DER ELST 1909, GÄUMANN 1919), *Utricularia* (WYLIE und YOCOM 1923), *Monophyllaea Horsfieldii* (OEHLKERS 1923).

Von besonderer Wichtigkeit sind diejenigen Differenzierungen des Ovulums, die für die Ernährung von Bedeutung sind. Leider ist gerade diese Seite der Anatomie verhältnismäßig wenig beachtet. So wissen wir fast nichts über das Vorkommen und die Verteilung des Chlorophylls in der Samenanlage. Daß solches tatsächlich bei gewissen Pflanzen vorkommt, zeigen die Angaben BERGS (1898), der bei *Gladiolus communis* Chlorophyll im Außenintegument und zum Teil auch in der Chalaza fand und ähnliches auch für *Lilium martagon* angibt, ferner diejenigen HOFMEISTERS (1861, S. 662) über *Brunswigia minor* und *Amaryllis Belladonna* und GOEBELS (1923, S. 1489 ff.) und SCHLIMBACHS (1924) über *Nerine curvifolia*, wo auch das Auftreten von Spaltöffnungen auf der Außenseite angegeben wird. TREUB (1879) fand schließlich in den Zellen beider Integumente einer Orchidaceae, *Sobralia micrantha*, Chlorophyll.

Etwas besser sind wir über die Verteilung der Stärke in manchen Samenanlagen unterrichtet, insbesondere durch IKEDA (1902) bei *Tricyrtis hirta*, HUSS (1906) bei Ranunculaceae, JUEL (1907) bei *Saxifraga*, ISHIKAWA (1918) an Oenotheraceae u. a. Aus diesen Angaben geht hervor, daß Teile der Samenanlagen während bestimmter Entwicklungsstadien, insbesondere zu Beginn der Endospermentwicklung als Speichergewebe fungieren.

¹⁾ Vereinzelt ferner beobachtet von STENAR (1925 b) bei Malvaceae, regelmäßig bei *Malva palmata* HEDLUND. — Bei *Polygonum orientale* sah HOFMEISTER (1849) eine keulige Zellmasse, die von Pollenschläuchen durchwachsene Spitze des Nuzellus, aus der Mikropyle hervorragten.

Eine ganz besondere Beachtung verdient die Verteilung der Kutikularhäute in der Samenanlage (OSTERWALDER 1898, IKEDA 1902, JUEL 1907, HUSS 1906, MAGNUS 1913, WERNER 1915, DOP 1913a, SCHMID 1906, DUCAMP 1902, LONGO 1909, VAN WISSELINGH 1918—1924, 1924 u. a.). Im allgemeinen können wir sagen, daß schon in ziemlich frühen Entwicklungsstadien die ganze von einem Dermatogen umkleidete Oberfläche des Ovulums von einer Kutikula bedeckt ist. Nach der Bildung der Mikropyle folgen also bei bitegmischen Samenanlagen drei Kutikularhäute von außen nach innen aufeinander; die äußere des äußeren Integumentes, die mittlere, durch Vereinigung von zwei Lagen entstanden und zwischen den beiden Integumenten liegend, und die innere, ebenfalls aus zwei Lagen bestehend und Nuzellus und inneres Integument scheidend. Bei unitegmischen Samenanlagen fehlt natürlich die mittlere Haut. Wenn wir beachten, daß die Kutikularhäute nicht oder nur wenig durchlässige Häute sind, kommen wir zu der Vorstellung, daß der Nuzellus, so lange die innere Kutikularhaut erhalten ist, von der Chalaza aus ernährt wird. Bei den tenuinuzellaten Samenanlagen geht meist das vegetative Gewebe des Nuzellus in einem gewissen Stadium zugrunde und dann grenzt der Embryosack direkt an die innere Haut. In solchen Fällen kann diese sekundär im mikropylaren Teil unterbrochen oder aufgelöst werden, so daß Nahrungszufuhr nicht nur von unten, sondern auch von oben möglich ist; es ist dann nicht bloß eine chalazale, sondern auch eine mikropylare Öffnung in der Kutikula vorhanden, die wie eine Röhre den Embryosack umschließt. So z. B. bei zahlreichen Scrophulariaceae (SCHMID 1906), Labiatae (SCHNARF 1917), Gesneriaceae (SCHNARF 1922), Campanulaceae, bei *Buddleia* (DOP 1913) usw. An den Kutikularöffnungen kommt es vielfach zur Bildung von Haustorien. Eine andere Art von Unterbrechung der zusammenhängenden Kutikularhäute hat IKEDA (1902) bei *Tricyrtis hirta* beschrieben, indem bei dieser Pflanze in der Mikropyle und im angrenzenden Teil der Epidermis des Nuzellus keine Kutikula vorhanden sein soll. Im Gegensatz dazu betont allerdings HUSS (1906), daß er bei seinen Untersuchungsobjekten keine Unterbrechung der Kutikula nachweisen konnte. Beide Angaben schließen natürlich einander nicht aus. VAN WISSELINGH (1924, S. 165) fand wieder, „daß in der Kutikula um den Nuzellus dem Mikropylekanal gegenüber eine kleine Öffnung entsteht, so daß der Mikropylekanal freien Zugang zum Nuzellus hat“. Diese Unterbrechung der Kutikularhaut ist natürlich nicht ernährungsphysiologisch, sondern vielmehr befruchtungsphysiologisch von größerer Bedeutung. Nicht etwa in dem Sinne, daß dem Pollenschlauch beim Vordringen zur Eizelle kein Hindernis in den Weg gestellt ist — denn Kutikularhäute werden, wie in gewissen Fällen festgestellt ist, ohne weiteres von wachsenden Pollenschläuchen durchbohrt —, sondern insofern, als nach der übereinstimmenden Ansicht zahlreicher Forscher von dem Embryosacke Stoffe ausgeschieden werden, welche den wachsenden Pollenschlauch im Bereiche des Ovulums positiv chemotaktisch beeinflussen. Voraussetzung für diese Ansicht ist natürlich eine gewisse Durchlässigkeit oder geradezu eine Unterbrechung der Kutikula des Nuzellus an der Mikropyle.

Eine wichtige Rolle spielen ferner im Ovulum die leitenden Elemente, die in den meisten Fällen die Raphe bis zur Chalaza durchziehen; wir finden sie oft als Gefäßbündel ausgebildet, manchmal aber

nur in Form langgestreckter inhaltsreicher Zellen. Meist endigt der Leitstrang in der Chalaza, bisweilen aber setzt er sich im äußeren oder im einzigen Integument über die Chalaza hinaus bis in die Nähe der Mikropyle fort oder es kommt zu einer Verzweigung, die meist von der Chalazagegend ausgeht. In jenem Falle zeigt der Querschnitt durch das Ovulum das Leitbündel zweimal getroffen, in der Raphe und dieser gegenüber, in diesem mehrere Male. Derlei Bildungen sind in sehr verschiedenen Pflanzenfamilien (LE MONNIER 1872, NETOLITZKY 1926), getroffen worden: Casuarinaceae, Betulaceae, Fagaceae (KLEBELSBERG 1910), Juglandaceae, Julianaceae, Myricaceae, Moraceae, Salicaceae, Euphorbiaceae, Magnoliaceae, Ranunculaceae, Limnanthaceae (STENAR 1925 a), Alangiaceae (SCHNARF 1922 b), Boraginaceae (SVENSSON 1925), Myristicaceae, (VOIGT 1888, S. 164), Sapotaceae (WARMING 1913, S. 28), Rosaceae (JUEL 1918), Hippocastanaceae (KAYSER 1893, S. 121), Myrsinaceae (HABERLANDT 1895, S. 106), Dipsacaceae (LAVIALLE 1925 b), Oleaceae (BILLINGS 1901), Rhizophoraceae (WARMING 1883, S. 528), *Mangifera indica* (STRASBURGER 1878), Compositae (DAHLGREN 1924, S. 187), Palmae (DRUDE 1877, OSENBRÜG 1894).

WETTSTEIN (1924, S. 521) erblickt in dem Vorkommen von Leitbündeln im Integumente zahlreicher Monochlamydeen ein Merkmal, welches direkt an die Verhältnisse bei Gymnospermen anknüpft, während NETOLITZKY (1923) in diesem Verhalten eine Weiterbildung des primitiven Typus sieht, der durch ein an der Chalaza endigendes Leitbündel charakterisiert ist. Der Umstand, daß das Merkmal weit über die Monochlamydeen hinausreicht, muß jedoch nicht unbedingt der Ansicht WETTSTEINS widersprechen; DAHLGREN (1924, S. 187) hebt mit Recht hervor, „daß manche von den Monochlamydeenfällen, welche KLEBELSBERG angibt, eine andere und gewiß auch primitivere Anordnung der Gefäßbündel zeigen als die meisten hier erwähnten“ (nämlich *Echinops*, *Palaquium*, *Aegiceras*, *Rhizophora*, *Nutallia*, *Prunus*, *Waldsteinia*, *Aesculus*, *Myristica*). Zu einer endgültigen Entscheidung der Frage erscheint es unbedingt erforderlich, zunächst die verschiedenen Fälle von Leitbündeln im Integument einer eingehenden vergleichenden Untersuchung zu unterziehen, um einerseits klarzustellen, worin man ein primitives oder abgeleitetes Verhalten in solchen Fällen zu sehen hat, und andererseits ein Urteil darüber zu bekommen, inwieweit diese Bildungen mit einer besonderen Mächtigkeit des Integumentes oder mit anderen anatomischen Eigentümlichkeiten in Korrelation stehen. — Auch im Nuzellus treten bei manchen Tracheen oder Tracheiden auf, so bei gewissen Monochlamydeen (z. B. *Corylus*), und bei Thymelaeaceae sind sie von GUÉRIN beschrieben (siehe auch Asclepiadaceae).

In diesem Zusammenhang muß auch auf Differenzierungen anderer Art hingewiesen werden, die im Nuzellus und in der Chalaza crassinuzellater Formen beschrieben worden sind. Als Beispiel sei diesbezüglich das Ovulum von *Prunus* angeführt, an welchem RÜHLE (1924) eine ganze Reihe besonderer Strukturen nachgewiesen hat, die er wohl mit Recht in Beziehung zur Ernährung des Embryosackes bringt. Bei *Prunus avium* findet er in einem Stadium, wo der Embryosack vollkommen entwickelt ist, in der Chalaza gleich oberhalb der Stelle, wo sich das Leitbündel auflöst, ein aus kleinen, plasmaarmen, rundlichen Zellen bestehendes Gewebe, das er als das eigentliche Chalaza-

gewebe bezeichnet, und darüber die aus plasmareichen isodiametrischen Zellen bestehende, flach kegelförmig gestaltete Nährschicht, die später bei der Ernährung des Embryos aufgezehrt wird (vgl. ähnliche Angaben bei OSTERWALDER 1910). In dem über dieser Nährschicht liegenden mächtigen Nuzellusgewebe unterscheidet RÜHLE noch weitere besondere Strukturen: die Basalzellen, das sind etwa fünf in einer Reihe übereinanderliegende, große, plasmaarme Zellen, die sich unmittelbar an die Spitze der kegelförmigen Nährschicht anschließen, und den Steg, das ist ein kleinzelliger Strang, der die Basalzellen mit dem unteren Ende des Embryosackes verbindet. Die anderen von RÜHLE untersuchten *Prunus*-Arten haben ähnliche, im einzelnen aber abweichende Strukturen. So sind bei den meisten die Basalzellen durch ein basales Zellbündel ersetzt, in welchem eine zentrale Reihe großer Zellen vorhanden ist. Der Steg ist ferner manchmal unterdrückt (*P. spinosa*). Bei *P. domestica* und zahlreichen anderen Arten ist aber unter dem Embryosack eine Reihe von fünf Zellen deutlich ausgeprägt, die durch Plasmagehalt und den Besitz großer Kerne auffallen. Der Autor bezeichnet sie als Embryoschwanzzellen. Die physiologische Deutung der genannten Strukturen, die zum Teil auch wohl bei anderen Pflanzen auftreten und vielfach auch von verschiedenen Autoren beschrieben oder abgebildet worden sind, steht in innigstem Zusammenhange mit dem Verlaufe des Nahrungsstromes, der gegen den Embryosack zu gerichtet ist, und RÜHLE ist geneigt, ihnen zum Teil auch eine Rolle bei der Umsetzung der Nährstoffe in eine für das Endosperm oder den Embryo resorbierbare Form zuzuerkennen.

Im Nuzellus und zwar unterhalb des Embryosackes ist außerordentlich häufig eine Gewebepartie differenziert, welche VAN TIEGHEM (1907) Hypostase genannt hat, die aber schon vor diesem Forscher gesehen wurde. Nach VAN TIEGHEM ist die Hypostase durch dickwandige und verholzte Zellen ausgezeichnet. Daß sie aber nicht immer die Holzreaktion gibt, zeigt die Beobachtung BERGS (1898), der bei *Digitalis purpurea* keine Holzreaktion, aber Verkorkung festgestellt hat. Auch VAN WISSELINGH (1924) gibt an, daß die Hypostase verkorken kann. Diese spielt bei der Entwicklung des Gametophyten insofern eine Rolle, als sie der Resorption durch den sich vergrößernden Embryosack einen Widerstand entgensetzt. In manchen Fällen gibt die Hypostase den Anlaß zur Entstehung des Postamentes, das dadurch zustande kommt, daß das Gewebe rings um die Hypostase von der Basis des Embryosackes resorbiert wird. Postamentbildung ist besonders bei Ranunculaceae (HUSS 1906), Tiliaceae (STENAR 1925b) und verschiedenen anderen namentlich crassinuzellaten Formen beschrieben oder doch gesehen worden. Außer der Hypostase sind noch andere Gewebepartien im Ovulum beschrieben worden, die sich durch verdickte oder verholzte Membranen auszeichnen. Wenn sie in der mikropylaren Region auftreten, nennt sie VAN TIEGHEM Epistase; eine solche ganz auffällig entwickelte und widerstandsfähige Epistase tritt z. B. bei *Galeopsis*-Arten auf (SCHNARF 1917a). Mit der Hypostase vergleichbar, nur anders gestaltet ist eine bei *Thismia Luetzelburgii* beobachtete Bildung (GOEBEL und SUESSENGUTH 1924): an der Basis des Embryosackes ein Ring von Zellen mit verdickten und stark färbbaren Wänden.

Mit der Hypostase nicht identisch ist das Chalazakorkgewebe (VAN WISSELINGH 1924, NETOLITZKY 1926), welches sich in späteren

Stadien der Samenentwicklung ausbildet und einen dichten Verschuß des Sameninneren herbeiführt, wenn auch in gewissen Fällen eine Abgrenzung schwer ist.

Außer den genannten Bildungen sind vereinzelt noch andere Bildungen in der Basis des Nuzellus oder in der Chalaza beschrieben worden, die weniger wegen der Ausbildung ihrer Membranen als wegen ihres Zellinhaltes bemerkenswert erscheinen. ISHIKAWA (1918) beschreibt bei einigen *Oenotheraceae* (*Oenothera*, *Gaura*, *Circaea*) das Auftreten einer sich stark färbenden Substanz, die fast das ganze Chalazagewebe erfüllt. In sehr jungen Stadien ist an ihrer Stelle Stärke vorhanden. Bei anderen Gattungen (*Ludwigia*, *Jussieua*, *Epilobium*, *Godetia*, *Fuchsia*) ist in frühen Stadien keine oder wenig Stärke und in späteren auch keine chromatische Substanz vorhanden, was den genetischen Zusammenhang beider wahrscheinlich macht. — Eine interessante Ausbildung erfährt das Gewebe der Chalaza nach LAVIALLE (1925 b) bei *Knautia arvensis*. Nach der Ausbildung des Embryosackes ist dort ein kleinzelliges Gewebe vorhanden. In späteren Stadien entstehen in ihm schizogene Gänge, die sich verzweigen und anastomosieren, und diese füllen sich mit einer gelben, durchsichtigen Substanz, die auch in den Antipoden und in der sie umgebenden Hülle auftritt. Nach demselben Autor (1925 c) handelt es sich um Eiweißkörper (Vitellin und Konglutin). HABERLANDT (1922 a, S. 394) findet wieder bei *Allium odorum* in der Chalaza „einen aus plasmareichen, großkernigen Zellen bestehenden Gewebekörper, der an das Epithem mancher Hydathoden erinnert, doch mit dem Unterschied, daß er keine Interzellularen aufweist“. Er bemerkt ferner: „Ich halte dieses drüsenähnliche Organ (das auch bei manchen anderen Pflanzen, z. B. bei *Oenothera* vorkommt), ohne es freilich beweisen zu können, für ein Organ innerer Sekretion, das irgend ein für die Physiologie des Embryosackes wichtiges Hormon oder Enzym abscheidet. Es verdient näher untersucht zu werden.“

Der Nuzellus erfährt während der Entwicklung des Embryosackes verschiedene Veränderungen, vor allem Wachstum und mehr oder minder weitgehende Auflösung. Der Auflösungsvorgang betrifft in vielen Fällen nur die nächstliegenden Zellen, so daß der Embryosack in einem bestimmten Stadium von einem Hofe sich desorganisierender Zellen umgeben ist. Die Epidermis ist in vielen Fällen sehr widerstandsfähig. Sie kann bisweilen zu einem mächtigen Gewebe, der mehrschichtigen Nuzellarkappe, heranwachsen wie bei zahlreichen Rosaceae oder bei *Ficaria ranunculoides* (vgl. SOUÈGES 1914); sie kann auch chemische Veränderungen erfahren, z. B. verkorken wie bei *Ranunculus sceleratus* (SOUÈGES 1910—1914) und etwas verdickte Wände erhalten. In manchen Fällen wird aber die oberhalb des Embryosackes liegende Partie des Nuzellus vollkommen aufgezehrt, so daß der Embryosack aus diesem heraus und ein Stück weit in die Mikropyle hineinwächst, z. B. bei Salicaceae (CHAMBERLAIN 1897, GRAF 1921), *Neurada* (MURBECK 1916; vgl. Abb. 6, Fig. 9) u. a. In tenuinuzellaten Samenanlagen verschwindet die Epidermis des Nuzellus meist vollständig, so daß in späteren Stadien der Gametophyt unmittelbar an das innere oder das einzige Integument grenzt. In diesem Falle ist gewöhnlich der untere, an die Chalaza grenzende Teil als „Nuzellusrest“ längere Zeit wahrzunehmen. Die Auflösung der Nuzellusepidermis wird bisweilen dadurch eingeleitet, daß der

junge Embryosack diese seitlich durchbricht und die Spitze zur Seite schiebt¹⁾. In anderen Fällen kann es geschehen, daß die seitlich rings um die Embryosackmutterzelle oder deren Erzeugnis gelegenen Zellen desorganisiert werden, dagegen die Nuzellusspitze Zellvermehrung erfährt und sehr lange als Nuzelluskappe erhalten bleibt wie bei *Hippuris* (A. FISCHER 1880, JUEL 1911), *Lagenandra* (SVEDELIUS 1910) u. a.

Ein besonders auffälliges Verhalten zeigt der Nuzellus der Podostemonaceae. An dem sich eben umbiegenden, kleinen Ovularhöcker entsteht zunächst gegen die Regel das äußere Integument und erst später, wenn dieses etwa bis zur halben Höhe des Nuzellus emporgewachsen ist, bildet sich das innere aus der Nuzellarepidermis, überwölbt aber nie die Spitze des Nuzellus. Infolgedessen wird das Endstück desselben, das die Embryosackmutterzelle und später den Embryosack enthält, nur vom äußeren Integument umhüllt und die Mikropyle nur vom Exostom gebildet. Der vom inneren Integument umschlossene Teil des Nuzellus erfährt im Verlaufe der Embryosackbildung besonders auffallende Veränderungen. Seine Zellen werden gestreckt und zwar, wie WENT (1909, 1910) glaubt, vorwiegend passiv; die Wände werden allmählich aufgelöst und dort, wo der untere Teil des Nuzellus gewesen ist, liegt nun ein Hohlraum, in welchem Protoplasma und Kerne der Nuzelluszellen zu sehen sind (Abb. 22). Die Kerne zeigen nach WENT bisweilen Fragmentation (vgl. auch MAGNUS 1913). WENT gebraucht für diesen durch Auflösung der unteren Nuzelluszellen entstandenen Hohlraum den Ausdruck Pseudoembryosack, in erster Linie deshalb, weil ihn frühere Autoren für einen echten Embryosack mit wandständigen Kernen hielten. WETTSTEIN (1924, S. 505) hält ihn für einen dem Chalazahaustorium mancher Pflanzen oder gewissen Antipoden analogen ernährungsphysiologischen Apparat. WENT (1910) lehnt eine solche Auffassung als teleologisch ab und weist darauf hin, daß Milchsaftschläuche in der Familie weit verbreitet sind und bei der Entstehung dieser Gebilde Zelldehnungen und Wandauflösungen eine Rolle spielen; er vermutet nun, daß sich eine kausal-mechanische Erklärung finden lasse, wenn man die genannte Fähigkeit „als gegeben annimmt und jetzt die lokalen Bedingungen in der Samenanlage in ihren Folgen auf die dort gelegenen Zellen studiert“. Beide Erklärungen schließen natürlich einander nicht aus; gegen den Standpunkt WENTS hat sich MAGNUS (1913) ausgesprochen.

Auch die Integumente oder das Integument können während der Entwicklung des Embryosackes Differenzierung oder teilweise Auflösung erfahren. Von den hier zu nennenden Erscheinungen sei vor allem eine vielfach erörterte besprochen. In tenuinuzellaten Samenanlagen ist die Innenepidermis des nach Auflösung des Nuzellus an den Embryosack grenzenden Integumentes oft sehr auffallend durch Zellform und Zellinhalt und zahlreiche Namen sind für diese Schichte in Gebrauch: „mantellager“ (JÖNSSON 1879/80), Endothel (SCHWERE 1896), Kernhaut (HEGELMAIER 1889), Embryosackhülle (v. PORTHEIM 1901),

¹⁾ Dadurch, daß das Strecken schon im Stadium der Embryosackmutterzelle erfolgt, kann es geschehen, daß diese nicht von einer ununterbrochenen Lage von Epidermiszellen bedeckt ist, sondern an einzelnen Stellen direkt an der Oberfläche des Nuzellus Anteil hat. „Offenbar ist die Embryosackmutterzelle durch gleitendes Wachstum stellenweise an die Oberfläche gelangt“ (HABERLANDT 1921b).

Epithel, Tapetum, Integumenttapetum, „couche de revêtement“, „couche épithéliale“ u. a. Das Für und Wider, das von verschiedenen Autoren zugunsten der einen oder anderen Bezeichnung ins Treffen geführt wurde (z. B. von SCHMID 1906, WURDINGER 1910, DAHLGREN 1924), zu erörtern, soll hier als unwichtig unterbleiben; die älteste Bezeichnung ist „mantellager“, also zu deutsch Mantelschichte, sie steht sonst nicht in Verwendung und nimmt nicht die Ansicht über die Funktion vorweg.

Die Mantelschichte ist auf ihrer dem Embryosacke zugewendeten Seite von einer Kutikula bekleidet. Diese wurde, wie es scheint, zuerst von WESTERMAIER (1897a) bei *Forsythia Fortunei* durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure nachgewiesen und seither von zahlreichen Autoren bei verschiedenen Verwandtschaftskreisen festgestellt, so von DUCAMP (1902) bei Araliaceae, von POULSEN (1903) bei *Pentaphragma* (Campanulaceae), von SCHMID (1906) bei Scrophulariaceae, von LONGO (1909) bei *Diospyros*, von MAGNUS (1913) bei Podostemonaceae u. a. Diese Kutikula ist natürlich nichts anderes als die Innenkutikula VAN WISSELINGHS. Die Zellen der Mantelschichte sind immer epithelial angeordnet — sie sind ja ursprünglich Epidermiszellen. Sie sind meist reich an Protoplasma, oft quer zur Achse des Ovulums stark ausgedehnt. Sie zeigen im übrigen ziemlich verschiedene Ausbildung. Ihr Reichtum an Plasma, der Chromatingehalt und die Größe ihrer Kerne schwanken beträchtlich. Bei manchen Compositen wird die Mantelschichte in ihrem chalazalen Teile mehrschichtig. Die Ansichten über ihre Funktion sind nun recht verschieden und zum Teil von dem Untersuchungsmaterial abhängig.

HEGELMAIER (1889) hat auf Grund seiner Beobachtungen an Compositen die Hypothese von einer Schutzfunktion der Mantelschichte aufgestellt, „obwohl es schwierig ist, eine ganz bestimmte Vorstellung von der Art der schädlichen Einflüsse, welche fernzuhalten sind, und damit auch von der eventuellen Richtung der Schutzwirkung zu gewinnen“. Er denkt allenfalls an einen Schutz des Endosperms vor der Quellung, die bei der Auflösung der inneren Integumentschichten stattfindet. Der Gedanke einer Schutzfunktion hat nun in der Tat bei den späteren Autoren kaum Anklang gefunden, wohl aus ähnlichen Überlegungen heraus wie sie GOEBEL (1923, S. 1761) äußert: „Was dagegen die Meinung betrifft, daß das Epithel der Makrospore als Schutz diene (etwa als eine weiterwachsende Scheide, innerhalb deren die Makrospore heranwachsen kann), so scheint mir das nicht mit den Eigenschaften der letzteren übereinzustimmen. Sie macht nichts weniger als einen schutzbedürftigen Eindruck — sie ist es ja, welche die anderen Zellen aufzehrt und ihre Polypenarme in Gestalt von Haustorien oft weit ausstreckt. Sollte sie wirklich ein zartes, schutzbedürftiges Wesen darstellen, sie, die alles andere in ihrer Umgebung aufzehrt?“ Der einzige Autor, der in neuerer Zeit für die Annahme einer Schutzfunktion der Mantelschichte zugunsten des Embryosackes eingetreten ist, ist MAGNUS (1913). Er legt dabei das Hauptgewicht auf die Kutikula, die er mit einem eigenen Namen — Embryodermis — belegt und die er außer bei den Podostemonaceae auch bei Campanulaceae, Dipsacaceae, Compositae, Plumbaginaceae und Globulariaceae festgestellt hat. Die Kutikula bilde eine widerstandsfähige, undurchlässige und von Inhaltsstoffen schwer passier-

bare Scheide. „Es sollen die dem Embryosack zugeleiteten und dort besonders im Endosperm verarbeiteten Nährstoffe von der Abwanderung in die umhüllenden Teile der Samenanlage geschützt werden; ganz ebenso wie bei den Podostemaceae hauptsächlich der wichtigste Nährstoff, das Wasser, geschützt wird.“

Das Richtige und Wichtige an dieser Ansicht, nämlich die durch die Kutikula erzielte Isolierung von den Nachbargeweben, muß auch berücksichtigt werden, wenn wir der Ansicht nähertreten, daß der Mantelschichte eine ernährungsphysiologische Rolle zugunsten des Embryosackes und vor allem des aus diesem entstehenden Endosperms zukomme. Zu einer solchen Annahme gelangte z. B. GOLDFLUS (1898/99), die an dem Integument der Compositen schon ziemlich frühzeitig drei Schichten differenziert sah: 1. Eine äußere Lage, die später zur Samenschale wird, 2. eine mittlere, die aus mehreren Lagen regelmäßiger, größerer Zellen besteht und 3. die innerste, die Mantelschichte, die durch dichtes, stark färbbares Zytoplasma und oft durch sehr große Kerne ausgezeichnet ist; manchmal wird sie zu einem mehrschichtigen Gewebe. GOLDFLUS schreibt nun der Mantelschichte eine verdauende Funktion zu, und zwar wird von ihr die mittlere Integumentschichte verdaut. Diese Anschauungen wurden bezüglich der Compositen von LAVIALLE (1912, 1922) übernommen und noch genauer herausgearbeitet. Er legt Wert auf die Aufeinanderfolge der Differenzierung der Mantelschichte — er nennt sie „assise digestive“ — im Integument und hernach der Verquellung der inneren Zone des Integumentes (der Mittelschichte von GOLDFLUS) und darauf, daß die Verquellung derselben in zentrifugaler Richtung erfolgt. Die verdauende Funktion der Mantelschichte sieht er darin, daß sie diastatische Enzyme ausscheidet und eine Probe auf die Richtigkeit seiner Ansicht ist ihm die Tatsache, daß die verdauende Wirkung so weit reicht als die Mantelschichte. Einen weiteren Gesichtspunkt für die ernährungsphysiologische Aufgabe derselben hat PALM (1915) herangezogen. Er fand bei *Dahlia coronata* eine besonders schön ausgebildete Mantelschichte, in deren Zellen die Kerne durch Chromatinreichtum und bedeutende Größe der Kernkörperchen ausgezeichnet sind. Namentlich in späteren Stadien treten diese Eigenschaften stärker hervor. Er sagt: „In den jüngeren Entwicklungsstadien des Embryosackes — vom Mutterzellstadium bis zu seiner Vollendung — dient das Tapetum wahrscheinlich als embryonales Gewebe, durch dessen Tätigkeit u. a. der ungestörte Zuwachs des Embryosackes sichergestellt ist.“ In späteren Stadien dagegen, wo die Mantelschichte mehr und mehr eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Antherentapetum annimmt, läßt sich erkennen, „daß die Zellen des Tapetums, wenn auch zu nichts anderem, so doch als Leitungsbahnen des Aufbaumaterials nach dem Embryo und dem Endosperm dienen. Ob das Tapetum auf die umgebenden Integumentzellen selbst eine auflösende Wirkung ausübt, will ich dagegen dahingestellt sein lassen“. Die Ausführungen PALMS lassen leider nicht erkennen, in welcher Richtung er sich die Stoffwanderung denkt. Möglicherweise denkt er sich doch eine Bewegungsrichtung radial auf den Embryosack oder das Endosperm zu, da er von einer Kutikula nichts erwähnt. Mit Rücksicht auf die Existenz einer Kutikula können wir aber eine direkte Überführung der durch die Auflösung der anliegenden Integumentschichten gewonnenen Nährstoffe in den Embryosack nicht annehmen. Wir müssen

vielmehr annehmen, daß die Mantelschichte die Auflösung der anliegenden Integumentschichten bewerkstellige und die gewonnenen Stoffe durch die untere und — wenn eine solche vorhanden ist — durch die obere Kutikularöffnung dem Embryosack zugeführt wurde. Auch GOEBEL (1923, S. 1761), der sich auch früher wiederholt zugunsten einer ernährungsphysiologischen Funktion des „Epithels“ geäußert hat, denkt nur an eine derartige Rolle der Mantelschichte.

Wenn wir auch geneigt sind, in der Mantelschichte mancher Pflanzengruppen ein drüsiges Organ zu sehen, dem eine ernährungsphysiologische Aufgabe zukommt, so müssen wir doch dabei zweierlei Einschränkungen betonen:

1. Die Lehre von der ernährungsphysiologischen Funktion der Mantelschichte stützt sich nur auf anatomische Befunde, die höchstens Wahrscheinlichkeitsbeweise liefern können. Die Tatsache, daß eine Gewebepartie eingeschmolzen wird, zwingt nicht dazu in einem benachbarten Gewebe eine enzymliefernde Drüse zu sehen. Es gibt genug Fälle, wo Gewebe ohne Mitwirkung eines anderen resorbiert werden¹⁾.

2. Die Mantelschichte zeigt recht verschiedene Ausbildung; bei den Compositen sieht sie anders aus als etwa bei den Scrophulariaceae, den Hydrophyllaceae, den Primulaceae, den Umbelliferae usw. Man wird bei manchen Familien im Zweifel sein können, ob eine Mantelschichte vorliegt oder nicht. Schon dieser Umstand weist darauf hin, daß wir eine bestimmte Funktion unmöglich der Mantelschichte im allgemeinen zuschreiben dürfen. Daher sind auch die Ansichten über die Rolle derselben bei den Forschern je nach ihrem Untersuchungsmaterial verschieden.

So lehnt SCHMID (1906) für die von ihm untersuchten Scrophulariaceae die Annahme einer ernährungsphysiologischen Rolle ab. Er sieht vielmehr die Bedeutung der Mantelschichte darin, daß sich während des starken Wachstums des Embryosackes nach der Befruchtung die Zellen der Mantelschichte teilen; sie ermöglichen das interkalare Wachstum der Samenanlage, da sie die innerste, dem Endosperm anliegende Schichte derjenigen Zone des Integumentes sind, die durch ihr interkalares Wachstum mit der Vergrößerung des Endosperms gleichen Schritt hält. Auch bei den Labiatae (SCHNARF 1917a), *Ramondia* (GLIŠIĆ 1924), *Verbena* (SCHNARF 1925), *Klugia* (SCHNARF 1921b) scheinen die Befunde eine solche Annahme zu stützen. Auch SVENSSON (1925) schließt sich bezüglich der Hydrophyllaceae dieser Ansicht an. Er fand in dieser Familie besonders bei *Nemophila* eine außerordentlich stark entwickelte Mantelschichte, die aus in radialer Richtung sehr auffallend verlängerten Zellen besteht (vgl. auch JÖNSSON 1879/80, S. 18)²⁾.

¹⁾ Es geht entschieden nicht an, mit solcher Sicherheit von der verdauenden Tätigkeit der Mantelschichte zu sprechen, wie es KRATZER (1918, S. 324) bezüglich der Loasaceae tut: „Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieselben (nämlich die der Mantelschichte anliegenden Zellen des Integumentes) durch Enzyme des Epithels aufgelöst werden und ihren Inhalt an die Epithelzellen abgeben.“

²⁾ Die Mantelschichte kann sich manchmal außerordentlich stark vergrößern, sei es dadurch, daß ihre Zellen mächtig heranwachsen oder daß sich diese teilen. Diese Weiterentwicklung scheint immer mit einer Desorganisation des Embryosackes zusammenzuhängen und kann als ein recht einleuchtender Beleg im Sinne der Nekrohormontheorie HABERLANDTs dienen. Solche Fälle wurden bei *Nemophila divaricata* von SVENSSON (1925), bei *Samolus Valerandi* von DAHLGRÉN (1916, Fig. 6), bei *Diospyros virginiana* von LONGO (1909) beobachtet.

Wie wir gesehen haben, spielt die Kutikula, welche die Mantelschichte gegen innen zu auskleidet, bei der Beurteilung der Funktion oder der Bedeutung der Mantelschichte eine sehr wichtige Rolle. Die Kutikularverhältnisse müssen aber auch berücksichtigt werden, wenn wir das Wachstum des Embryosackes in gewissen Fällen verstehen wollen. Wir sehen vielfach, daß das Wachstum des Embryosackes durch die Innenkutikula gehemmt ist. Bei Scrophulariaceae, Labiatae und verwandten Familien erklärt sich durch das Vorhandensein derselben die Form des Embryosackes. Dieser hat in seinem unteren, von der mit einer Kutikula versehenen Mantelschicht umhüllten Teile zylindrische Gestalt, während der obere Teil, wo die Innenkutikula frühzeitig resorbiert wird, bedeutend erweitert ist. Wenn diese zur Gänze in einem frühen Stadium verschwindet, kann sich der Embryosack nach allen Seiten ziemlich gleichmäßig erweitern wie bei den Gentianaceae, während bei den Menyanthaceae der hemmende Einfluß der Innenkutikula sehr deutlich hervortritt.

2. Entwicklung und Bau des weiblichen Archespors

Ein Hauptergebnis der Untersuchungen WARMINGS (1878) über die Entwicklung des Embryosackes im Ovulum der Angiospermen besteht darin, daß gezeigt wurde, daß subepidermale Zellen direkt zur Embryosackmutterzelle werden oder den Ausgang für deren Entwicklung bilden. In vielen Fällen ist es nur eine einzige subepidermale Zelle, die direkt oder nach Einschaltung einiger Teilungen die Embryosackmutterzelle liefert, oder es sind ihrer mehr vorhanden, von denen gewöhnlich nur eine, oft aber auch mehrere zur Weiterentwicklung auserlesen werden. Diese Zellen, meist als weibliche Archesporenzellen („initial cells of the embryo sac“, MOTTIER 1895) bezeichnet, sind fast immer durch verschiedene Eigentümlichkeiten aus der Umgebung hervorgehoben. Zunächst sind sie meist größer als die Zellen der Umgebung, eine Erscheinung, die damit zusammenhängen dürfte, daß sie in einem bestimmten Zeitpunkt in der Zellteilung innehalten, während die benachbarten in dieser noch weiter fortfahren. Sie zeichnen sich ferner in der Regel durch dichteres, stärker sich färbendes Zytoplasma und einen größeren Zellkern aus. Diese Differenzierungen sind der Grund, warum wir an vollständigem Materiale die Entstehung des Embryosackes im allgemeinen leicht bis zu den Archesporenzellen zurückverfolgen können. Die ausdrückliche Angabe, daß sich die subepidermalen Archesporenzellen weder in ihren Dimensionen noch im Aussehen von benachbarten Zellen unterscheiden, ist selten, und es wird dies für *Stellaria media*, *Cerastium glomeratum*, *Silene cucubalus* und *Lychnis dioica* von PEROTTI (1913) berichtet.

Während der Entwicklungsgang von der Archesporenzelle bis zum Embryosack so außerordentlich häufig und für eine große Zahl von Arten (vgl. darüber die folgenden Kapitel) verfolgt worden ist, erscheint demgegenüber die Erforschung des Entwicklungsweges bis zur Archesporenzelle von den Autoren vernachlässigt. Verhältnismäßig am leichtesten ist dieser an kleinen, tenuinuzellaten Samenanlagen zu verfolgen. Aus der Abb. 7, Fig. 1—6, geht hervor, daß schon in dem ersten erkennbaren Entwicklungsstadium der Samenanlage von *Himantoglossum* eine größere subepidermale Zelle vorhanden ist, die von der Epidermis bedeckt ist.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung entsteht aus der genannten subepidermalen Zelle durch Querteilung ein axiler Zellstrang, dessen Wachstum sich gleichzeitig mit dem der Epidermis vollzieht. In dem Stadium der Fig. 4, das bereits deutlich die Umbiegung der jungen Samenanlage zeigt, hat die Endzelle der axilen Reihe bereits die Teilung eingestellt und deutlich an Größe zugenommen. Sie ist bereits zur Archesporozelle geworden, die bei ihrem weiteren Wachstum ihre darunterliegenden Schwesterzellen (Fig. 5) und später auch die darüberliegenden Epidermiszellen (Fig. 6) plattenförmig gestaltet. Dieselben Verhältnisse wurden auch bei anderen Orchidaceae (vgl. insbesondere VERMOESEN 1911) und bei *Rafflesia* (ERNST und SCHMID 1913) beschrieben.

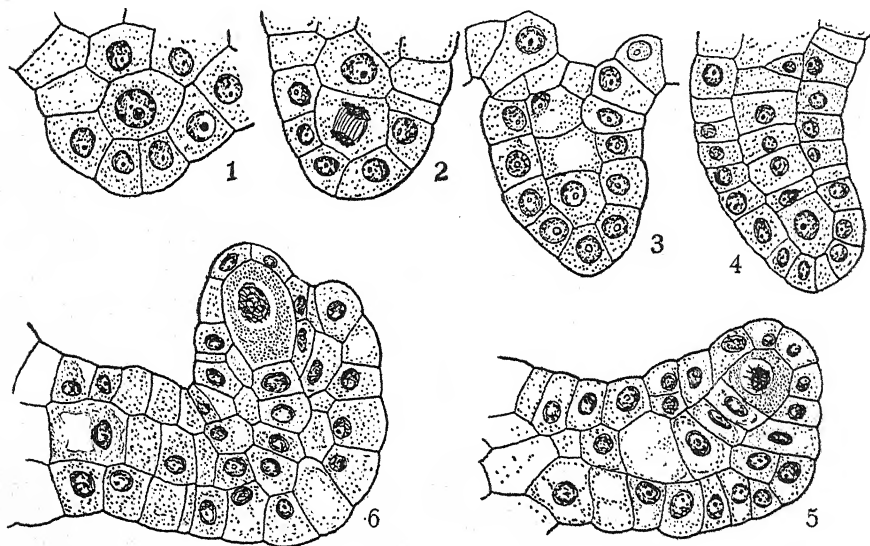


Abb. 7. Junge Entwicklungsstadien des Ovulums von *Himantoglossum hircinum*, die Entstehung der Archesporozelle (hier auch gleichzeitig Embryosackmutterzelle) zeigend. — Fig. 1. Sehr junges Stadium, unter der Epidermis eine größere subepidermale Zelle. — Fig. 2. Diese in Teilung. — Fig. 3 und 4. Es ist aus derselben eine zentrale Zellreihe hervorgegangen. — Fig. 5 und 6. Die terminale Zelle dieser Reihe als Archesporozelle differenziert. — Nach K. HEUSSER. Vergr.: 525 fach.

Bei crassinuzellaten Samenanlagen sagen oft spätere Entwicklungsstadien etwas über die Entwicklung, die der Ausbildung der Archesporozellen vorangeht, aus. Diese treten oft deutlich als Endglieder von Zellreihen auf, die von der Chalaza aus gegen die Epidermis streichen; die mittlere verläuft dann gewöhnlich gerade und die seitlichen krümmen sich um so mehr bogenförmig nach außen, je mehr sie von der mittleren entfernt sind. Diese erscheint dann oft gegenüber den seitlichen begünstigt und ihre Endzelle zeigt den Archesporcharakter entweder allein oder doch viel ausgeprägter als die benachbarten. In diesen Fällen läßt sich schon aus der Lage der Zellwände wahrscheinlich machen, daß bei der ersten Bildung der Samenanlage mehrere subepidermale Zellen in die Bildung des Ovularhöckers eingetreten und im Verlaufe der weiteren Entwicklung zu Zellreihen ausgewachsen sind, deren Endglieder in einem

bestimmten Stadium die Zellteilungen einstellen, sich vergrößern und zu Archesporzellen werden.

Bei der vorangehenden Erörterung wurde die Bezeichnung Archespor und Archesporzelle in dem Sinne gebraucht, daß erst dann die subepidermalen Zellen als Archesporzellen gelten, wenn sie durch Größe und Inhalt als Ausgangspunkt für die Embryosackentwicklung deutlich gekennzeichnet sind. Diese Fassung entspricht am besten derjenigen Bedeutung, in welcher der Ausdruck innerhalb der Kormophyten im allgemeinen verwendet wird: Archesporium bedeutet in der Entwicklung der sporenbildenden Organe denjenigen histologisch differenzierten Zellkomplex, aus welchem die Sporenmutterzellen hervorgehen. Während die letzteren durch die in ihnen auftretende Reduktion auf das schärfste definiert sind, unterliegt es einigermaßen der subjektiven Schätzung, wann man von einer solchen histologischen Differenzierung eines Zellkomplexes in der Entwicklung eines sporenbildenden Organes sprechen kann, daß man ihn als Archesporium ansprechen darf. Diese Schwierigkeit sei an Abb. 7, Fig. 1—6, erläutert. In Fig. 1 zeigt die subepidermale Zelle des Ovularhöckers immerhin schon eine Differenzierung und HEUSSER (1914, S. 46) sieht sich durch diese veranlaßt, sie als Archespor zu bezeichnen. Aus der genannten subepidermalen Zelle geht die zentrale Zellreihe des jungen Ovulums hervor, deren Endzelle sich durch ihre Vergrößerung und ihren Inhalt in einem bestimmten Stadium (Fig. 5) deutlich abzuheben beginnt und diese wurde im vorangegangenen als Archesporzelle bezeichnet, die hier — nebenbei bemerkt — auch die Rolle der Embryosackmutterzelle übernimmt. Zur Klärung der Frage, welcher Standpunkt der richtige ist, dürfte es vielleicht beitragen, wenn wir uns vor Augen halten, daß in dem Stadium der Fig. 1 die subepidermale Zelle nur die Scheitelzelle des subdermatogenen Meristemkomplexes (Periblems) und als solche eine Differenzierung zeigt. Diese Differenzierung hat mit der Sporenbildung an sich weiter nichts zu tun. Erst die zweite Differenzierung, die im Zusammenhang mit der Sporenbildung steht, ist für die Bezeichnung Archespor maßgebend. Im folgenden werden wir daher auch nur dann von Archesporzelle oder Archespor sprechen, wenn eine Zelle oder ein Zellkomplex durch solche Differenzierungen gekennzeichnet ist, welche die Sporenbildung einleiten. Auch bei dieser Fassung können sich in bestimmten Fällen noch Schwierigkeiten ergeben, die sich aus der Mannigfaltigkeit der in Betracht kommenden Erscheinungen erklären. — Über den Begriff der Archesporzelle vgl. ferner STRASBURGER (1910a, S. 267) und die angegebene Literatur.

Daß das Archesporium oder die Archesporzelle im Ovulum der Angiospermen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nachweisbar der subepidermalen Zellschicht angehört, ist zweifellos. Darüber, daß Epidermiszellen des jungen Ovulums zu Archesporzellen werden können, liegt aus der neueren Zeit nur eine Beobachtung vor. AFZELIUS (1916) sah bei *Oncidium praetextum* in vier Fällen Epidermiszellen, die das Aussehen von Embryosackmutterzellen hatten, und er bildet ein junges Ovulum ab, in welchem aus der normalen Embryosackmutterzelle eine zweite epidermale in Synapsis zu sehen ist (vgl. die bei TISCHLER im Bande: allgemeine Pflanzenkaryologie auf S. 364 wiedergegebene Abbildung Nr. 227). Stadien, welche zeigen würden, daß aus solchen abnormen

Archesporenzellen tatsächlich Embryosäcke hervorgehen können, liegen jedoch nicht vor¹⁾.

Während die normale Entstehung des ein- oder mehrzelligen Archespor aus Epidermiszellen des Ovulums nach unseren heutigen Kenntnissen nicht vorkommt, ist bei einer Anzahl von Pflanzen das Auftreten von Archesporenzellen in tieferen Lagen unter der Epidermis beschrieben worden. Solche mehrzellige Archespore sind insbesondere in einigen Reihen der Monochlamydeae bekannt. Teilweise wissen wir nun nicht, ob das Archespor nicht auch da in seiner früheren Entwicklung auf eine subepidermale Schichte zurückgeht, aus der sich ein zentral gelegenes Archespor durch die Vermehrung der peripher gelegenen Zellen entwickelt; in einem anderen Falle — bei *Casuarina* — wird wenigstens von einem Autor ein gemischter Ursprung des mächtigen Archespor angegeben, indem ursprünglich subepidermale und außerdem tiefere, „chalazale“ Zellen an seiner Bildung beteiligt sind. Im übrigen werden diese wahrscheinlich ursprünglichen Archesporverhältnisse im speziellen Teil dieses Abschnittes beschrieben werden.

Bis zu einem gewissen Grade besteht ein Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Nuzellus der Ovula und der Entwicklung, welche die subepidermalen primären Archesporenzellen erfahren. In crassinuzellaten Samenanlagen erfolgt meistens eine Zellteilung der Archesporenzellen unter Ausbildung einer periklinen Wand. Diese trennt dann eine äußere (mikropylare) Zelle, parietale Zelle, auch Deckzelle, Schichtzelle oder Tapetumzelle genannt, von einer inneren, sporogenen Zelle. Die parietale Zelle erfährt in zahlreichen Fällen eine Anzahl von Teilungen durch perikline und antikline Wände, von denen im allgemeinen die ersteren überwiegen. Es kommt auf diese Weise zu einer Versenkung der sporogenen Zelle oder — wenn ihrer mehrere vorhanden sind — der sporogenen Zellen in das Innere des Nuzellus. Das Schicksal der mikropylenwärts abgegliederten parietalen Zelle ist im übrigen sehr verschieden, niemals gehen aber aus ihr so hochdifferenzierte Zellschichten hervor wie aus den homologen parietalen Zellen in der Antherenentwicklung. Daß die parietale Zelle ungeteilt bleibt, ist jedenfalls selten, kommt z. B. nach RIDDLE (1898) bei *Alyssum macrocarpum* vor. Gewöhnlich und in verschiedenen Familien weit verbreitet ist der Fall, daß sie ein bis drei Teilungsschritte durchmacht. In manchen Fällen entsteht aber aus ihr ein mächtiger Zellkomplex wie bei den Rosaceae (vgl. darüber JACOBSSON-STIASNY 1914b). Bei dieser Familie teilt sich aber außerdem auch noch die darüberliegende Epidermisparchie und bildet eine mächtige Kalotte aus, so daß in späteren Stadien die in größerer Zahl angelegten sporogenen Zellen sehr tief in den Nuzellus eingesenkt erscheinen. Zu den Familien mit einem sehr stark entwickelten Deckzellenkomplex gehören auch die Malvaceae, bei denen man nach STENAR (1925b) oberhalb der Embryosackmutterzelle oder deren Derivate mindestens 4—5, in der Regel 7—12, bei *Althaea sulfurea* sogar 18 Zellen, die aus der primären Deckzelle

¹⁾ Die Angabe HOFMEISTERS (1861) über die Entstehung des Embryosackes aus der Epidermiszelle bei *Orchis morio* haben in der Literatur schon längst Berichtigung gefunden. Auch die Angabe FURLANIS (1904), daß bei *Colchicum autumnale* eine Epidermiszelle des Nuzellus den Embryosack liefere, wurde von HEIMANN-WINOWAR (1919) richtig gestellt.

hervorgegangen waren, zählen konnte. Bei dieser Familie hat sich aber auch noch eine andere Erscheinung gezeigt. Während doch sonst im allgemeinen die Teilung der primären, subepidermalen Archesporizelle in eine Deckzelle und eine sporogene Zelle gleichzeitig eine funktionelle Differenzierung bedeutet, indem die erstere gewöhnliche somatische Zellen liefert, die letztere Embryosackzellen erzeugt oder direkt zu einer solchen wird, ist diese Differenzierung bei den Malvaceae etwas verwischt. STENAR (1925b) fand bei diesen folgenden Entwicklungsgang. Es wird stets nur eine einzige subepidermale Archesporizelle angelegt. Diese teilt sich in eine obere und untere Tochterzelle, die sich beide durch perikline und antikline Wände weiter teilen. Aus der oberen entsteht der erwähnte Deckzellenkomplex; von den durch die Teilung der unteren hervorgehenden Zellen wird die am tiefsten liegende stets zur Embryosackmutterzelle, die den Embryosack erzeugt. Von den über ihr liegenden Zellen erzeugen aber auch bei verschiedenen Malvaceen 1—3 die Tendenz sich zu Embryosackmutterzellen zu entwickeln und werden von dem Autor als akzessorische Embryosackmutterzellen bezeichnet. Sie überschreiten im allgemeinen nicht das Stadium der Diakinese. Nur bei *Lavatera thuringiaca* hat STENAR wiederholt auch weitergehende Entwicklung der akzessorischen Embryosackmutterzellen beobachtet. Das geschilderte Verhalten der Malvaceae zeigt auch, daß es bisweilen Schwierigkeiten hat, zu entscheiden, ob ein einzelliges oder mehrzelliges Archespor vorliegt. Wenn wir bei den Malvaceae nicht wüßten, daß in einem sehr frühen Stadium eine einzige subepidermale Zelle herausdifferenziert wird, die den Ausgang für die Entwicklung des Deckzellen- und Embryosackmutterzellenkomplexes bildet, und nur diese letzteren Stadien kennen, würden wir den Malvaceae ein mehrzelliges Archespor zuschreiben. Erst die genauere Kenntnis der Entwicklung zeigt, daß nur eine einzige Archesporizelle vorhanden ist. Ein typisch mehrzelliges Archespor besitzen dagegen die meisten Rosaceae. Denn bei diesen wird in einem frühen Entwicklungsstadium eine Reihe von mehreren subepidermalen Archesporizellen deutlich, von denen sich jede für sich in Deckzelle und sporogene Zelle gliedert.

In vielen Fällen wird von der primären, subepidermalen Archesporizelle keine parietale Zelle abgegliedert und dies ist das typische Verhalten in tenuinuzellaten Samenanlagen. Doch gibt es auch da Ausnahmen, ebenso wie in crassinuzellaten Ovulis die Ausbildung von parietalen Zellen unterbleiben kann. Ausgesprochen tenuinuzellat in dem früher (S. 53) besprochenen Sinne sind die Samenanlagen von *Convolvulus* und *Cuscuta* und doch wird in ihnen eine Deckzelle angelegt, wie zuerst von K. PETERS (1908) angegeben und wenigstens für die zweitgenannte Gattung von ASPLUND (1920) bestätigt worden ist. Das gleiche gilt für *Diospyros virginiana* nach HAGUE (1911). Verbreiteter ist das umgekehrte Verhalten: trotz crassinuzellater Samenanlage keine Bildung von Deckzellen. Dies gilt z. B. für die Ranunculaceae und Gramineae. Unter den letzteren bildet nur *Zea mays* eine Ausnahme insofern, als bei dieser Pflanze eine, wie es scheint, sich nicht weiter teilende Deckzelle entwickelt wird (WEATHERWAX 1919).

In neuerer Zeit hat ASPLUND (1920) versucht, ausgehend von der Tatsache, daß in Samenanlagen mit großem Nuzellus im allgemeinen Deckzellen gebildet werden, während ihre Bildung in solchen mit kleinem

Nuzellus fast durchwegs unterbleibt, die Begriffe tenuinuzellat und crassinuzellat durch den Mangel oder das Vorhandensein von Deckzellen zu definieren. Diese Begriffsbestimmung dürfte sich wohl kaum empfehlen, vor allem erscheint sie zu gewaltsam mit Rücksicht auf den Wortsinn der Ausdrücke tenuinuzellat und crassinuzellat. Ein Gramineen-ovulum, das einen so mächtigen, vielzelligen Nuzellus aufweist, müßte nach ASPLUND als tenuinuzellat bezeichnet werden und bei solchen Pflanzen, wo die Ausbildung einer Deckzelle stattfinden oder unterbleiben kann, wie bei *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913), kämen sowohl tenui- als auch crassinuzellate Samenanlagen vor.

In der Literatur wird vielfach die Bedeutung der Abgliederung von Deckzellen oberhalb der sporogenen Zellen darin gesehen, daß diese in das Innere des Nuzellus eingesenkt werden. Von diesem Gesichtspunkt aus kann man auch die häufige Erscheinung betrachten, daß die Epidermiszellen, die über dem ein- oder mehrzelligen Archespor liegen, durch tangentielle Wände geteilt werden. In manchen Fällen könnte man den Eindruck gewinnen, daß die Epidermiszellen gewissermaßen die ausbleibende Entwicklung von Deckzellen ersetzen wie bei vielen Ranunculaceae und Gramineae. Dieser Auffassung widerspricht jedoch die Tatsache, daß bei den Rosaceae und bei *Calycanthus* (LONGO 1900) außer einem Deckzellenkomplex noch eine Epidermiskappe gebildet wird. Nicht ohne Interesse dürfte es sein, daß in einer größeren Anzahl von Fällen die Vermehrung der Epidermiszellen auf die Gegend, wo sich die Archesporzellen herausdifferenzieren, beschränkt bleibt. Augenscheinlich gehen von diesen Zellteilungshormone aus, die nur auf die im nächsten Bereiche liegenden Epidermiszellen wirken. In anderen Fällen sehen wir wieder, daß die Vermehrung der Epidermiszellen in der Region über der Archesporzelle eingeleitet wird und von hier aus nach allen Seiten weitergreift, wie es z. B. NAWASCHIN (1894a) bei der Birke beschrieben hat.

Die bisherigen Ausführungen gehen von der Annahme aus, daß ein tiefgreifender Unterschied zwischen den Deckzellen und den unter ihnen liegenden sporogenen Zellen besteht. In der Tat scheinen die meisten Tatsachen in diesem Sinne zu sprechen. Es soll aber nicht verschwiegen werden, daß einzelne Fälle in der Literatur angeführt wurden, in denen der Gegensatz zwischen Deck- und sporogenen Zellen etwas verwischt erscheint. So hebt HOLMGREN (1913, S. 65) hervor, daß bei *Butomus* „die Tapetenzelle von sehr schwankender Natur ist und ein großes Variationsvermögen aufweist, das noch schärfer dadurch hervortritt, daß sie bisweilen sämtliche Eigenschaften einer Embryosackmutterzelle annehmen kann“. Ähnliche Beobachtungen machte ferner MURBECK (1902b) bei *Ruppia rostellata*. Hier sind auch die Araceae zu nennen, wo CAMPBELL (1905) an *Anthurium violaceum* var. *leucocarpum* in einer Deckzelle bisweilen vier freie Kerne, also vermutlich ein junges Embryosackstadium, beobachtet hat. Und bezüglich derselben Familie macht JACOBSSON-STIASNY (1916, S. 101) die Bemerkung: „Ebenso wie bei *Butomus* ist die Tapetenzelle auch bei den Araceen gegenüber den sporogenen Zellen nicht eindeutig charakterisiert, es erscheint in diesem Falle, wo infolge der Enge des Nuzellus zumeist eine lineare Anordnung der sporogenen Zellen auftreten muß, als reine Geschmackssache, ob man von einer Vermehrung der Makrosporen-mutterzellen oder von der Aus-

bildung von Tapetenzellen sprechen will. Das einzige deutliche Unterscheidungsmerkmal würde eigentlich die Fähigkeit der Entwicklung eines Embryosackes darstellen; betrachtet man diese Fähigkeit aber als ein fakultatives Merkmal einer Tapetenzelle, so fällt die Unterscheidungs-möglichkeit eigentlich fort.“

Wenn diese durch Befunde gestützte Auffassung verallgemeinert werden dürfte, würde sie vielleicht dahin führen, daß alle im Nuzellus unter der Epidermis auftretenden Zellen potentielle Archesporzellen seien. Zu dieser Auffassung scheint aber das vorliegende Material nicht zu berechtigen. Es ist im Gegenteil eher wahrscheinlich, daß die Deckzellen bei den Helobiae und Araceae und vielleicht auch bei anderen Gruppen, über die uns vorläufig Befunde fehlen, von anderer Wertigkeit sind als die Deckzellen der meisten anderen Angiospermen. Und diese Ansicht erscheint vielleicht weniger aus der Luft gegriffen, wenn wir berücksichtigen, daß auch das Antherentapetum verschiedene Wertigkeit hat. Bei den meisten Angiospermen entsteht es aus der parietalen Schichte, bei den anderen aus den sporogenen Zellen und in diesem Falle sind die Tapetenzellen gewissermaßen sterilisierte Pollenmutterzellen, die eine besondere ernährungsphysiologische Funktion angenommen haben. Es ist jedenfalls sehr interessant, daß gerade *Butomus* einerseits ein Antherentapetum sporogenen Ursprunges und andererseits eine Schichtzelle aufweist, die in ihrem Verhalten an Embryosackmutterzellen erinnert. Ähnliches gilt für *Ruppia* und vielleicht auch für die Araceae.

Diese Ausführungen dürften ausreichend sein, um als Grundlage zu dienen, wenn wir den Versuch machen, die Archesporverhältnisse in der Angiospermensamenanlage übersichtlich darzustellen und eine Anzahl Typen zu charakterisieren. Die Schwierigkeit, Typen aufzustellen, beruht einerseits darauf, daß es oft schwer ist zu sagen, wann überhaupt eine Archesporzelle vorliegt. Die Differenzierung, die das Wesen derselben kennzeichnet, ist oft schwach ausgeprägt und der subjektiven Beurteilung des Forschers überlassen. Andererseits müssen wir die Erforschung der Entwicklung des weiblichen Archespors als sehr lückenhaft bezeichnen. Der Gedanke, der der Anordnung der im folgenden angeführten Typen zugrunde liegt, ist die Annahme, daß die phylogenetische Entwicklung des Archespors der Angiospermen im großen und ganzen von fortschreitender Reduktion beherrscht wird. Die Reduktion äußert sich in verschiedener Weise: einmal in der Verminderung der Zahl der primären Archesporzellen und zum anderen in einer Verminderung der Zahl der Teilungsschritte, die zwischen der primären Archesporzelle und der Embryosackmutterzelle liegen. Beträgt die Zahl dieser Teilungsschritte null, dann wird die primäre Archesporzelle direkt zur Embryosackmutterzelle, ein sehr häufiger Fall bei anerkannt abgeleiteten Familien. Wenn auch Reduktion des Archespors, die zum Teil mit der Reduktion des Nuzellus einhergeht, vorherrscht, ist es doch nicht ausgeschlossen, daß in einzelnen Fällen das Archespor progressive Weiterbildung zeigt.

I. Typus. Eine Mehrzahl von subepidermalen Zellen des Nuzellus wird als Archespor differenziert. Diese Archesporzellen werden durch perikline Wände in Reihen von Zellen geteilt. Die äußeren (mikropylaren) dieser Zellen werden zu Deckzellen, die inneren,

die durch Teilung eine starke Vermehrung erfahren, zu einem Komplex sporogener Zellen.

Anmerkung: Die Frage, ob schon die erste Teilung der primären Archesporzellen eine Differenzierung in Deckzellen und sporogene Zellen bedeutet, ist in den hierher gehörigen Fällen nicht klargestellt. Die Charakteristik dieses Typus wurde daher so formuliert, daß dieser Punkt nicht berührt wird. Zweifelhaft ist es ferner, ob es Archesporzellen gibt, die nicht subepidermalen Ursprungs sind.

II. Typus. Eine Mehrzahl von subepidermalen Zellen des Nuzellus wird als Archesporium differenziert. Jede dieser Archesporzellen wird durch eine perikline Wand in eine äußere (mikropylare) und eine innere Zelle geteilt. Erstere — die Deckzelle — erfährt eine mehr oder minder große Vermehrung; die letztere wird direkt, d. h. ohne Einschaltung somatischer Teilungen zur Embryosackmutterzelle.

III. Typus. In der Regel wird nur eine einzige subepidermale Zelle des Nuzellus als Archesporzelle differenziert. Diese teilt sich durch eine perikline Wand in eine äußere (mikropylare) und eine innere Zelle. Jene — die Deckzelle — macht weitere Teilungen durch, diese wird direkt zur Embryosackmutterzelle.

Anmerkung: Den Übergang zwischen II und III bilden solche Fälle, wo eine größere Anzahl „potentieller“ Archesporzellen angelegt, aber nur eine, gewöhnlich zentral gelegene, zu weiterer Entwicklung auserlesen wird.

IV. Typus. Es wird nur eine einzige subepidermale Zelle des Nuzellus als Archesporzelle differenziert. Diese teilt sich durch eine perikline Wand in eine äußere und eine innere Zelle, die beide weitere Zellteilungen erfahren. Eine der am tiefsten gelegenen Zellen wird zur Embryosackmutterzelle, aber auch einzelne der darüber liegenden zeigen die Tendenz, sich zu solchen auszubilden.

Anmerkung: Dieser Typus gründet sich auf die oben besprochenen Verhältnisse bei den Malvaceae.

V. Typus. Es wird in der Regel nur eine einzige subepidermale Zelle des Nuzellus als Archesporzelle differenziert. Diese gliedert keine Deckzelle ab und wird direkt zur Embryosackmutterzelle.

VI. Typus. Es entsteht ein Komplex von Embryosackmutterzellen, Deckzellen werden nicht gebildet.

Anmerkung: Dieser Typus gründet sich auf die Verhältnisse, wie sie z. B. bei einzelnen Compositae (*Chrysanthemum*-Arten) und Cruciferae (*Cardamine*) bekannt geworden sind. Wie der Komplex von Embryosackmutterzellen entsteht, ist nicht bekannt; möglicherweise entstehen sie durch die Teilung einer einzigen Archesporzelle. Mit Rücksicht auf die Verbreitung erscheint seine Entstehung durch Weiterentwicklung aus dem V. Typus wahrscheinlich.

Spezieller Teil

(Anordnung der Familien nach WETTSTEIN 1924)

Casuarinaceae. Angaben über die Archespörverhältnisse von *Casuarina* rühren von TREUB (1891), FRYE (1903) und JUEL (1903 a) her, die sämtlich ein mächtiges sporogenes Gewebe beschreiben. TREUB, der *C. suberosa*, *Rumphiana* und *glauca* untersuchte, beschreibt an jungen Stadien das Auftreten mehrerer hypodermaler Zellen, „primärer Mutterzellen“, die durch tangentielle Teilungen eine in die Tiefe verlagerte

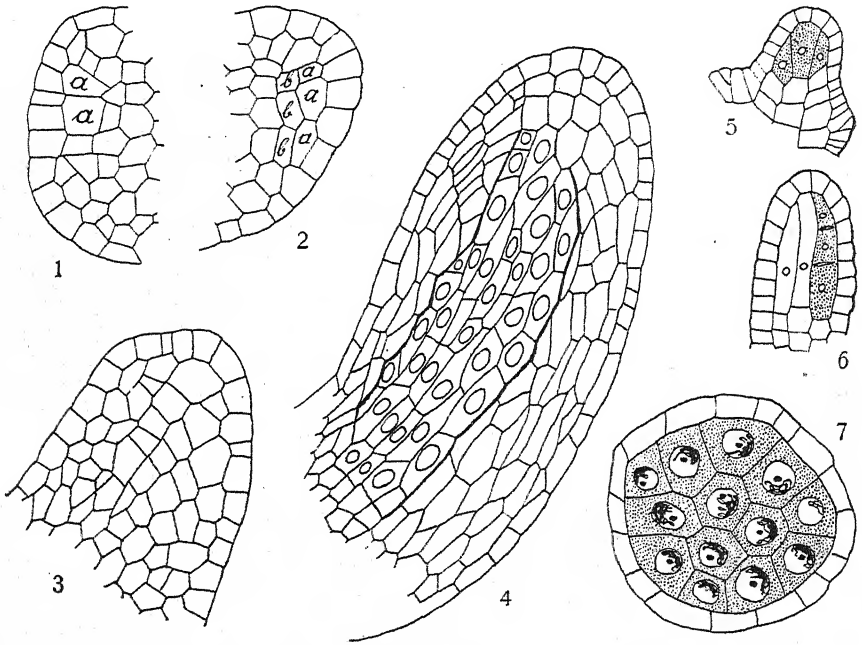


Abb. 8. Fig. 1—4. Entwicklung des weiblichen Archespors von *Casuarina stricta*. — Fig. 1. Sehr junges Stadium, in welchem a die primären Archesporzellen sein dürften. — Fig. 2. Diese durch tangentielle Wände in äußere (a) und innere (b) Zellen geteilt. — Fig. 3. Späteres Stadium mit mehreren Archesporzellreihen. — Fig. 4. Nuzellus, in welchem eine mächtige sporogene Zellmasse von den Wandschichten differenziert ist. — Fig. 5 und 6. *Linum usitatissimum*; Fig. 5. Junges Ovulum mit mehreren Archesporzellen; Fig. 6. Späteres Stadium; eine Archesporzelle ist zur Makrosporenbildung übergegangen. — Fig. 7. Junger Nuzellus von *Aster Pattersoni* im Querschnitt; unter der Epidermis zahlreiche Embryosackmutterzellen in Synapsis. — Fig. 1—4 nach FRYE, Fig. 5 und 6 nach JÖNSSON, Fig. 7 nach PALM. — Stark vergrößert.

Masse sporogener Zellen erzeugen, die gegen die Spitze und die Seiten des Nuzellus zu scharf abgegrenzt ist, nicht aber gegen die Chalaza zu, wo interkalares Wachstum stattfindet. Die Bildung des sporogenen Gewebes geht also nicht nur von den primären Mutterzellen aus, auch von der Chalaza aus kommt es zu einer Vermehrung desselben. FRYE fand in jungen Stadien subepidermale Archesporzellen, kenntlich durch ihre Größe, aber nicht durch Färbung und Kerne, durch deren Teilungen Reihen von Zellen entstehen; die inneren Zellen dieser Reihen sind

sporogen, die äußeren parietal; einen Zuwachs des sporogenen Gewebes von der Chalaza her konnte FRYE bei der von ihm untersuchten Art *C. stricta* nicht feststellen. Auch JUEL beschreibt für *C. quadrivalvis* ebenfalls ein überaus mächtiges sporogenes Gewebe. Zweifellos dürfte bei keiner anderen Angiospermengattung die Zahl der Embryosackmutterzellen so bedeutend sein. TREUB gibt für *C. suberosa* 300 als Mittelwert an, von denen aber nur ein Teil als Embryosackmutterzellen fungieren; die übrigen bleiben teilweise klein und steril und werden verdrängt, wenn sich die Makrosporen vergrößern; einzelne aber bilden sich in

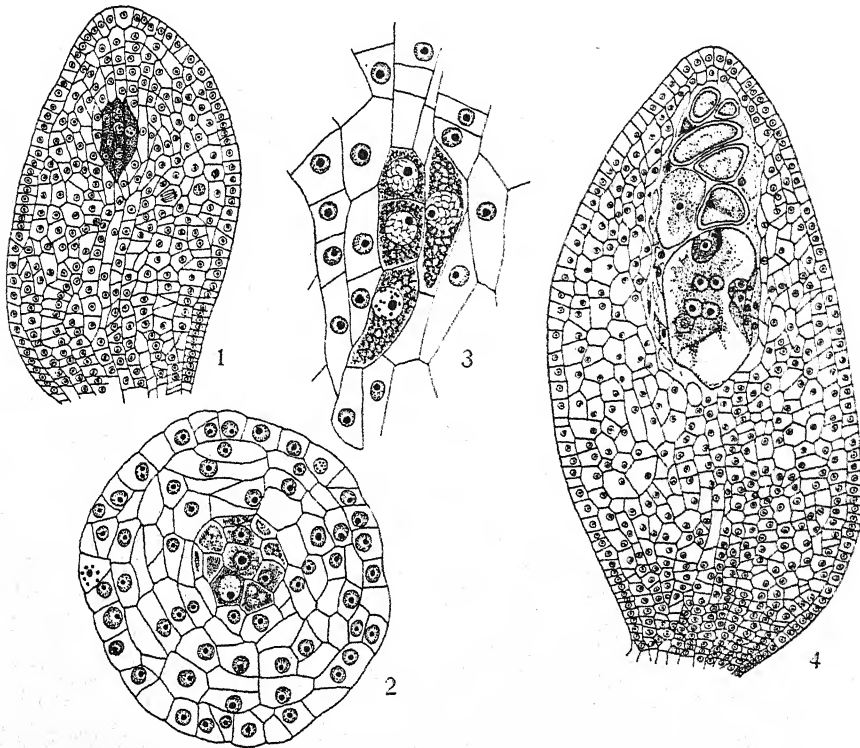


Abb. 9. *Corylus avellana*. — Fig. 1. Längsschnitt durch den Nuzellus mit zentral gelegenen sporogenen Zellen. — Fig. 2. Querschnitt durch einen Nuzellus des gleichen Stadiums. — Fig. 3. Sporogene Zellen aus einem Längsschnitt stärker vergrößert. — Fig. 4. Längsschnitt durch einen Nuzellus mit einem befruchteten Embryosack und mehreren Embryosackanlagen. Nach NAWASCHIN. Vergr.: Fig. 1 und 4 175 fach, Fig. 2 und 3 545 fach.

Tracheiden um. FRYE sah bei *C. stricta* jedoch keine Tracheidenbildung aus sporogenen Zellen. Vgl. Abb. 8, Fig. 1—4. Haupttypus I stützt sich auf *Casuarina*.

Betulaceae. Bei *Corylus avellana* ist nach NAWASCHIN (1899c) in einem bestimmten Stadium ein sporogenes Gewebe vorhanden, das aus zehn bis einigen wenigen, ja bisweilen nur aus einer Zelle besteht und nach außen ohne scharfe Grenze in konzentrische Zellagen übergeht. Auch für *Corylus americana* und *Carpinus betulus* ist durch BENSON (1894)

ein sporogenes Gewebe beschrieben worden. Die in diesen Fällen beschriebenen und abgebildeten Entwicklungsstadien gestatten nicht mit Sicherheit die Zuweisung zum Typus I oder II. Bei *Betula alba* treten nach NAWASCHIN (1894a) unter der Epidermis des Nuzellus eine oder mehrere Zellen auf, welche gleichberechtigt scheinen, zum Embryosack zu werden, aber nur eine entwickelt sich wirklich weiter und zwar wird sie ohne Bildung einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle. Oberhalb dieser erfährt die Epidermis eine Teilung durch perikline Wandbildung und diese wird von dort aus über die ganze Oberfläche des Nuzellus fortgesetzt. *Alnus alnobetula* bildet einen Übergang zwischen *Corylus* und *Betula*, indem fast konstant zwei bis drei Embryosackanlagen auftreten (NAWASCHIN 1894a); auch WOLPERT (1910) fand bei dieser Art neben einer auch zwei Embryosackmutterzellen, die zu Embryosäcken werden können. — Für *Corylus* berichtet NAWASCHIN die Umwandlung sporogener Zellen in Tracheiden. Vgl. Abb. 9.

Fagaceae. Ein sporogenes Gewebe, dessen Entwicklung nicht näher bekannt ist, bei *Castanea vulgaris* und *Fagus silvatica* (BENSON 1894); nach CONRAD (1900) bei *Quercus velutina* ein aus 20—60 Zellen bestehendes sporogenes Gewebe. Nach BENSON entstehen aus sporogenen Zellen zum Teil Tracheiden.

Myricaceae. Eine durch eine Deckzelle von der Epidermis getrennte Embryosackmutterzelle bei *Myrica Lobii* (TREUB 1891) und *M. gale* (KERSHAW 1909a).

Leitneriaceae. Eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgibt, bei *Leitneria floridana* (PFEIFFER 1912).

Juglandaceae. KARSTEN (1902) gibt für *Juglans regia*, *nigra* und *cordiformis*, *Carya amara* und *tomentosa* und *Pterocarya fraxinifolia* ein durch Deckzellen von der Epidermis geschiedenes sporogenes Gewebe an. Dagegen soll nach NICOLOFF (1905) bei *Juglans regia* kein solches vorhanden sein. Ebenso betonen NAWASCHIN und FINN (1913), daß bei *J. regia* und *nigra* ein scharf umgrenztes, ununterbrochenes Zellgefüge, dessen sämtliche Zellen wenigstens potentielle Embryosackmutterzellen sind, nicht oder höchstens andeutungsweise vorhanden ist; eine, selten zwei Embryosackmutterzellen, die Tetraden liefern.

Salicaceae. Bei *Populus canadensis* und *tremula* fand GRAF (1921) eine Gruppe von drei (seltener bis sechs) Archesporzellen, von denen, wenn drei vorhanden waren, meist zwei subepidermal und eine darunter lagen. Von ersteren wurden Deckzellen abgegliedert. Bei *P. alba* nur eine Archesporzelle. Bei mehreren *Salix*-Arten beobachtete CHAMBERLAIN (1897) bisweilen mehrere Archesporzellen, von welchen sich nach Bildung von Deckzellen selten mehr als eine weitere entwickelt. Vgl. auch JÖNSSON 1879/80.

Moraceae. Bei *Ficus* und *Dorstenia* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (WARMING 1878, TREUB 1902, MODILEWSKI 1908a).

Cannabaceae. Eine Archesporzelle, die eine Deckzelle erzeugt, bei *Cannabis sativa* (ZINGER 1898; BRIOSI und TOGNINI 1894), *Humulus lupulus* und *japonicus* (ZINGER 1898, WINGE 1914).

Ulmaceae. Bei *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905) und *Celtis australis* (JÖNSSON 1879/80) wurde eine Archesporzelle gesehen, welche eine Deckzelle abgliedert. Gelegentlich müssen jedoch bei *Ulmus ameri-*

cana mehrere Archesporzellen gebildet werden, wie aus dem Vorkommen zweier Embryosäcke, die nach dem *Lilium*-Typus entstehen, zu schließen ist (SHATTUCK 1905).

Urticaceae. Eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert, für *Urtica*- und *Elatostema*-Arten nachgewiesen (MODILEWSKI 1908 a, TREUB 1906, STRASBURGER 1910 a).

Piperaceae. Für verschiedene Arten der Gattungen *Piper*, *Peperomia* und *Heckeria* ist eine subepidermale Archesporzelle festgestellt, die sich in Deckzelle und Embryosackmutterzelle teilt (JOHNSON 1900 b, 1902 a, 1902 c, 1907, 1910, 1914; W. H. BROWN 1908; FISHER 1914; PALM 1915; HÄUSER 1918; ABELE 1923, 1924). Bei *Peperomia hispidula* manchmal ausnahmsweise zwei oder mehr Embryosäcke nebeneinander oder übereinander, die entwicklungsfähig sind, denn es wurden auch bisweilen zwei Embryosäcke neben- oder übereinander angetroffen (JOHNSON 1914). Zwei junge Embryosäcke in demselben Nuzellus vereinzelt bei *Peperomia metallica* beobachtet (ABELE 1923).

Saururaceae. *Saururus cernuus* (JOHNSON 1900 a, 1907) und *Anemoniopsis* sp. (JOHNSON 1907) haben eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert; letztere fehlt jedoch bei *Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE 1908).

Chloranthaceae. *Hedyosmium nutans* (JOHNSON 1907) und *H. arborescens* (EDWARDS 1920) mit einer Archesporzelle, die eine Deckzelle bildet. Dagegen bei *Chloranthus sinensis* mehrzelliges Archespor, Deckzellen vorhanden (ARMOUR 1906).

Lacistemonaceae. *Lacistema myricoides* mit einer Archesporzelle (JOHNSON 1907).

Proteaceae. *Stenocarpus sinuatus* mit einer Archesporzelle, die eine Deckzelle bildet (TASSI 1898); wahrscheinlich ebenso bei *Protea lepidocarpum* (BALLANTINE 1909).

Santalaceae. Bei *Thesium divaricatum* ein oder zwei, sehr selten mehr, bei *Osyris* eine Archesporzelle; Deckzellen fehlen (GUIGNARD 1885 b). Vgl. auch JÖNSSON 1879/80.

Myzodendraceae. *Myzodendron quadriflorum* mit einer, selten zwei Archesporzellen (SKOTTSBERG 1913, 1914).

Loranthaceae. Bei *Arceuthobium oxycedri* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (T. JOHNSON 1888). Bei *Loranthus sphaerocarpus* vier bis fünf Archesporzellen, keine Deckzelle (TREUB 1885), bei *Dendrophthora* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (YORK 1913). Vgl. ferner TREUB 1883 a, JOST 1888, PISEK 1923.

Balanophoraceae. Eine Archesporzelle bei *Balanophora* und *Rhopalocnemis* (TREUB 1898, LOTSY 1899 a, 1901, ERNST 1914), selten zwei bei *Balanophora phalloides* beobachtet (LOTSY 1901); *Helosis guyanensis* hat nach CHODAT und BERNARD (1900) ein mehrzelliges Archespor, aus dem sich eine oder zwei Zellen zu Embryosäcken entwickeln.

Cynomoriaceae. Bei *Cynomorium coccineum* wird die eine Archesporzelle direkt zur Embryosackmutterzelle (PIROTTA und LONGO 1901).

Polygonaceae. Eine Archesporzelle, die eine Deckzelle ausbildet (STRASBURGER 1879 a, FINK 1899, SOUÈGES 1919/20, DUDGEON 1918, HAGERUP 1926). Bei *Fagopyrum esculentum* gelegentlich zwei Embryosackmutterzellen beobachtet (STEVENS 1912 a, b).

Chenopodiaceae. *Salsola kali* (ROMELL 1919) und *Spinacia oleracea* (STOMPS 1910) haben eine Archesporzelle, die eine Deckzelle bildet. Ebenso *Beta vulgaris* (ARTSCHWAGER 1927). Vgl. auch DAHLGREN (1916).

Amarantaceae. Eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (A. FISCHER 1880, GUIGNARD 1882a; vgl. auch DAHLGREN 1916).

Thelygonaceae. Bei *Thelygonum cynocrambe* eine Archesporzelle, von der eine Deckzelle abgetrennt wird (SCHNEIDER 1914).

Phytolaccaceae. Bei *Phytolacca decandra* eine, selten zwei Archesporzellen, eine Deckzelle wird gebildet (LEWIS 1905).

Nyctaginaceae. Bei *Allionia nyctaginea* eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (A. FISCHER 1880); die letztere fehlt bei *Mirabilis* (TISCHLER 1908, Fig. 37 und 43). Vgl. auch DAHLGREN (1916).

Aizoaceae. Normalerweise eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, DAHLGREN 1916, HUBER 1924, W. SCHMID 1925).

Portulacaceae. Eine Archesporzelle (COOK 1903a, DAHLGREN 1916).

Cactaceae. Eine Archesporzelle, Deckzelle wird nicht gebildet (D'HUBERT 1896).

Caryophyllaceae. Meist nur eine Archesporzelle; zwei oder mehr derselben kommen vor bei *Silene cucubalus* (PEROTTI 1913), *Agrostemma githago* (COOK 1903b), *Dianthus deltoides*, *Stellaria graminea*, *Lychnis chalconica*, *Scleranthus annuus* (DAHLGREN 1916) und gelegentlich bei *Stellaria media* (PEROTTI 1913). Meistens werden Deckzellen gebildet; ihr Fehlen ist angegeben für *Cerastium glomeratum* (GIBBS 1907, PEROTTI 1913), *Sagina procumbens* (SOUÈGES 1924b) u. a. Außer der angeführten Literatur vgl. auch A. FISCHER (1880), GUIGNARD (1882a), STRASBURGER (1910b), COMPTON (1912), VESQUE (1878).

Euphorbiaceae. Bei zahlreichen Arten ist das Auftreten einer Archesporzelle nachgewiesen, welche eine Deckzelle abgliedert (vgl. JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, MALTE 1910, STRASBURGER 1910b, CARANO 1915b, LYON 1898, WENIGER 1917, CARANO 1926, MODILEWSKI 1910, VESQUE 1879 u. a.). Ein mehrzelliges Archespor ist beobachtet bei *Euphorbia procera* (6 bis 7 Archesporzellen; MODILEWSKI 1909b, 1910), *palustris* (5 bis 7; MODILEWSKI 1911; vgl. auch H. SCHMIDT 1907), *lucida* (1 bis 3; MODILEWSKI 1911). Gelegentliches Vorkommen zweier Archesporzellen bei *Euphorbia platyphylla* (DONATI 1913), *E. spinosa* (DONATI 1913), *E. virgata* (MODILEWSKI 1911), *Poinsettia pulcherrima* (CARANO 1915b).

Buxaceae. *Buxus arborescens* nach JÖNSSON (1879/80) mit einer Embryosackmutterzelle unter mächtig entwickeltem Deckzellenkomplex.

Callitrichaceae. Eine Archesporzelle, die keine Deckzelle abgliedert (JÖRGENSEN 1923).

Hamamelidaceae. Vielzelliges Archespor unter Deckzellen bei *Hamamelis virginiana* (SHOEMAKER 1905).

Platanaceae. Im großen Nuzellus von *Platanus orientalis* treten zahlreiche in Reihen gestellte Zellen auf, die peripheren klein, die zentralen groß, und zeigen das Aussehen eines mehrzelligen Archespors, Deckzellen werden abgegliedert (NICOLOFF 1911).

Magnoliaceae. Eine Archesporzelle, von welcher eine Deckzelle gebildet wird (MANEVAL 1914, STRASBURGER 1905a).

Anonaceae. *Anona cherimolia* (NICOLOSI-RONCATI 1905a, b) und *Asimina triloba* (HERMS 1907) mit einer Archesporzelle, von welcher eine Deckzelle abgegliedert wird. Für *Cananga odorata* gibt OES (1914) an, daß die Archesporzelle „in der Mitte des Nuzellusgewebes, gewöhnlich unter der vierten Zellschicht“ auftritt; nach den Zeichnungen dieses Autors scheint es in der Tat unwahrscheinlich, daß diese Archesporzelle von einer subepidermalen Zelle abstammt.

Calycanthaceae. Im Nuzellus von *Calycanthus occidentalis*, *floridus*, *fertilis* und *Chimonanthus fragrans* und *praecox* treten Komplexe von einer größeren Anzahl von Archesporzellen auf. Nach PETER beträgt ihre Zahl bei *Calycanthus floridus* 6—12 (meist 8—10) und bei *C. occidentalis* 8—10. Deckzellen werden nicht gebildet, dagegen erfährt die Epidermis des Nuzellus eine mächtige Weiterentwicklung (LONGO 1898, 1900, JÖNSSON 1879/80, KARSTEN 1918, J. PETER 1920, SCHÜRHOFF 1923).

Lauraceae. MIRANDE (1905) gibt für *Cassytha filiformis* und *persea* an, daß unter einem mächtigen Komplex von Deckzellen Embryosackmutterzellen in großer Zahl liegen; ähnlich *Cinnamomum Sieboldi* (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918).

Aristolochiaceae. In der Regel bei *Aristolochia clematidis* und *Asarum europaeum* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert; bei ersterer bisweilen zwei (JÖNSSON 1879/80, JACOBSSON-STIASNY 1918, KRATZER 1918).

Rafflesiaceae. Eine Archesporzelle, die ohne Bildung einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle wird (ARCANGELI 1876, ERNST und SCHMID 1909, 1913, ENDRISS 1902, BERNARD 1903).

Hydnoraceae. *Hydnora africana* besitzt eine Archesporzelle, die keine Deckzelle bildet (DASTUR 1922). Ebenso *Prosopanche bertonensis* (CHODAT 1916).

Lardizabalaceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert, bei *Holboellia latifolia* (VESQUE 1879) und *Akebia quinata* (VELSER 1913).

Ranunculaceae. Im allgemeinen ist eine einzige Archesporzelle beobachtet worden, welche keine Deckzelle absondert. Eine Sonderstellung nimmt die Gattung *Paeonia* ein, wo mehrere Archesporzellen auftreten, die Deckzellen abgliedern (JÖNSSON 1879/80, PALM 1915, S. 119). Im übrigen ist die Bildung von Deckzellen nur noch angegeben für *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 1902, 1909), dagegen nicht für *Thalictrum dioicum* (MOTTIER 1895); ferner kann bei *Aquilegia canadensis* Ausbildung von Deckzellen vorkommen oder unterbleiben. Auftreten von mehreren Archesporzellen kommt dagegen öfter vor: *Ranunculus septentrionalis* (1 oder 2—13; MOTTIER 1895, COULTER 1898), *R. abortivus* (1 oder 2—14; COULTER 1898, MOTTIER 1895), *R. recurvatus* (1 oder 2—14; MOTTIER 1895), *R. multifidus* (1—3; COULTER 1898), *Anemonella thalictroides* (1 bis mehrere; MOTTIER 1895), *Delphinium tricornis* (1 bis 3; MOTTIER 1895), vereinzelt *Caltha palustris* (MOTTIER 1905). Außer den angeführten Autoren vgl. VESQUE 1879, GUIGNARD 1882a, MANN 1893, STRASBURGER 1879a, SWINGLE 1908, RIDDLE 1905b, OSTERWALDER 1898, TSCHERNOJAROW 1926 u. a.

Berberidaceae. Bei *Mahonia* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, VESQUE 1879a). Keine Deckzelle wird gebildet bei *Jeffersonia diphylla* (ANDREWS 1895) und *Podophyllum peltatum* (MOTTIER 1898a, LUBLINER 1925b). Bei letztgenannter Art selten zwei Archesporzellen (LUBLINER 1925b).

Nymphaeaceae. Teilweise Vermehrung der Archesporzellen beobachtet: *Cabomba caroliniana* (1, jedoch auch mehr, bis 4; NITZSCHE 1914), *Brasenia purpurea* (1, selten 2; COOK 1906), *Castalia odorata* (1, selten 2; COOK 1902). Verschiedentlich wurde das Auftreten mehrerer Embryosäcke in demselben Nuzellus beobachtet, was sich jedoch mindestens zum Teil aus dem Auskeimen mehrerer Makrosporen erklärt. Deckzellen werden gebildet. Vgl. ferner COOK 1909a, YORK 1904, SEATON 1908 u. a.

Ceratophyllaceae. *Ceratophyllum* mit einer Archesporzelle, die keine Deckzelle absondert (STRASBURGER 1902, DE KLERCKER 1885).

Nepenthaceae. *Nepenthes*-Arten mit einer Archesporzelle, Deckzelle vorhanden (STERN 1917).

Sarraceniaceae. Bei *Sarracenia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (SHREVE 1905, 1906; SCHWEIGER 1909). Bei *S. purpurea* ausnahmsweise zwei Archesporzellen nebeneinander (SHREVE 1906).

Tovariaceae. Bei *Tovaria pendula* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (SCHÜRHOFF 1926b, S. 252).

Papaveraceae. Soweit bekannt eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (JÖNSSON 1879/80, SURFACE 1905, VESQUE 1879a)¹⁾.

Cruciferae. In manchen Gattungen treten mehrere Archesporzellen auf, so vor allem bei:

	Archosporzellen	
<i>Cardamine pratensis</i>	6	(VANDENDRIES 1909)
„ <i>amara</i>	mehrere	(„ 1912)
„ <i>hirsuta</i>	1—6	(„ 1912)
„ <i>silvatica</i>	1—6	(„ 1912)
„ <i>impatiens</i>	1	(„ 1912)
„ <i>bulbifera</i>	6—12	(SCHWARZENBACH 1922)
„ <i>pentaphylla</i>	6—12	(„ 1922)
„ <i>polyphylla</i>	6—12	(„ 1922)
„ <i>pinnata</i>	6—12	(„ 1922)
<i>Sisymbrium taraxacifolium</i>	5—6	(VANDENDRIES 1909)
„ <i>officinale</i>	5—6	(„ 1909)
„ <i>Thalianum</i>	mehrere	(„ 1909)
<i>Capsella bursa pastoris</i>	mehrere	(GUIGNARD 1882a,

VANDENDRIES 1909)

Eine Archesporzelle wurde bei *Thlaspi arvense*, *Barbarea vulgaris*, *Draba verna* (VANDENDRIES 1909) gesehen. Bei allen genannten Arten wird keine Deckzelle abgegliedert. Dagegen gibt RIDDLE (1898) eine solche für *Alyssum macrocarpum* an. Vgl. ferner BANNIER (1923), VESQUE (1879a).

Moringaceae. Bei *Moringa oleifera* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (RUTGERS 1923).

¹⁾ CARANO (1911) bildet abnorme, teratologische Staubgefäße von *Papaver Rhoeas* ab; darunter auch einen Querschnitt derselben, der vier Pollensäcke mit Pollenmutterzellen in Synapsis zeigt und auf der Außenseite eine Samenanlage trägt. Diese zeigt eine Embryosackmutterzelle in Synapsis und keine Deckzelle.

Cistaceae. Bei *Cistus*-Arten, ferner bei *Fumana procumbens* und *arabica* und *Helianthemum ledifolium* eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert; etwa sechs Archesporzellen bei *Helianthemum appeninum* und *chamaecistus*, drei bei *H. alpestre*, mehrere (bis fünf) bei *Halimum halimifolium* und bisweilen zwei bei *Tuberaria guttata* (CHIARUGI 1925). Auch A. FISCHER (1880) fand bei *Helianthemum rhodax* oft mehrere Archesporzellen. Stets werden Deckzellen gebildet.

Tamaricaceae. Bei *Myricaria germanica* gliedert die eine vorhandene Archesporzelle keine Deckzelle ab (FRISENDAHL 1912).

Elatinaceae. *Elatine hydropiper* mit einer Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (JÖNSSON 1879/80).

Droseraceae. Bei *Drosera rotundifolia* nach PACE (1912) eine (selten zwei) Archesporzellen. Bisweilen wird eine Deckzelle abgegeben. Vgl. auch C. A. PETERS (1898), ROSENBERG (1909 a), LANG (1901).

Violaceae. Bei *Hybanthus concolor* (ANDREWS 1910) und *Viola*-Arten (BLISS 1912, SCHNARF 1922 a) immer nur eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert. Vgl. auch WARMING 1878, VESQUE 1879 a).

Passifloraceae. Bei *Passiflora* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle absondert (WARMING 1878, KRATZER 1918).

Caricaceae. Bei *Carica* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (KRATZER 1918, HEILBORN 1921a); bei *C. pentagona* unter der normalen noch eine tiefer gelegene Embryosackmutterzelle auftretend (HEILBORN 1921a).

Loasaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle; bei *Mentzelia aurea* oft zwei Archesporzellen (KRATZER 1918), jedoch selten ein zweiter Embryosack.

Begoniaceae. *Begonia tuberosa* hat nach JÖNSSON (1879/80) eine Archesporzelle, welche keine Deckzelle abgibt; dies stimmt auch mit den Angaben IRMSCHERS (1925) über *Begonia manicata*. Vgl. auch SANDT (1921).

Datisceae. Bei *Datisca cannabina* eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert; oft auch zwei Archesporzellen, die beide Embryosäcke liefern können (HIMMELBAUR 1909).

Actinidiaceae. *Saurauia chinensis* hat eine Archesporzelle, welche keine Deckzelle abgliedert (SCHNARF 1924).

Theaceae. *Camellia theifera* hat eine (bisweilen zwei oder drei) Archesporzellen; keine Deckzellen (CAVARA 1899, COHEN-STUART 1918).

Guttiferae. Bei *Hypericum* und *Garcinia* eine Archesporzelle; keine Deckzelle (TREUB 1911, SCHNARF 1914; vgl. auch GUIGNARD 1893, S. 65).

Crassulaceae. Bei *Bryophyllum* und *Sempervivum* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (ROMBACH 1911, JACOBSSON-STIASNY 1913).

Saxifragaceae. *Astilbe japonica* weist mehrere Archesporzellen auf, die Deckzellen abgliedern (WEBB 1902); eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert, wurde im allgemeinen bei *Saxifraga*-, *Heuchera*-, *Chrysosplenium*-, *Frankoa*- und *Ribes*-Arten beobachtet (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882 a, JUEL 1907, PACE 1912, A. FISCHER 1880, HIMMELBAUR 1911, GÄUMANN 1919). Ausnahmen kommen indessen auch in diesen Gattungen vor. VESQUE (1879 a, S. 343) fand einmal bei *Saxifraga ornata* zwei Archesporzellen nebeneinander und dasselbe hat auch

PACE (1912) bei *S. sponhemica* gesehen, wogegen sie bei *Heuchera brixoides* ausnahmsweise zwei Embryosackmutterzellen übereinander beobachtete. Bei *Parnassia palustris* tritt eine, bisweilen zwei Archesporzellen ohne Deckzelle (CHODAT 1904, 1907, PACE 1912), bei *Philadelphus* eine bis zwei oder einige wenige Archesporzellen ohne Deckzelle auf (VAN DER ELST 1909, GÄUMANN 1919).

Pittosporaceae. *Pittosporum ramiflorum* mit einer, *P. Timorense* ausnahmsweise auch mit zwei Archesporzellen; Deckzellen fehlen (BREMER 1916).

Bruniaceae. Soweit bekannt eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (SAXTON 1910).

Podostemonaceae. Eine einzige Archesporzelle, Deckzelle fehlt (WENT 1909, 1910, 1912, 1926, MAGNUS 1913). Nur bei *Mounera fluviatilis* ganz ausnahmsweise einmal zwei Archesporzellen beobachtet (WENT 1926).

Hydrostachyaceae. Bei *Hydrostachys* sp. eine Archesporzelle, Deckzelle fehlt (PALM 1915).

Rosaceae. Für die ganze Familie ist die Ausbildung eines mehrzelligen Archesporis geradezu charakteristisch. Dieses entsteht aus frühzeitig in der Entwicklung in größerer Zahl auftretenden subepidermalen Zellen, die Reihen von Zellen erzeugen, von denen die inneren als sporogenes, die äußeren als parietales Gewebe fungieren. Die Zahl der Archesporzellen ist sehr verschieden. Sehr mächtig ist z. B. das Archespor in der Gattung *Rosa*; bei *R. glutinosa* fand TÄCKHOLM (1922) in einem Schnitt über 30 Archesporzellen. Dagegen ist bei *Kerria japonica* das Archespor auf 2—3 Zellen beschränkt (PÉCHOUTRE 1902). Selten ist nur eine einzige Archesporzelle, welche eine Deckzelle absondert, beschrieben worden wie bei *Spiraea Lindleyana*, *filipendula* (PÉCHOUTRE 1902), *Cydonia japonica* (FISCHER 1880), *C. vulgaris* (PÉCHOUTRE 1902), *Mespilus germanica* (PÉCHOUTRE 1902), *Amygdalus communis* (PÉCHOUTRE 1902), *A. campestris* (JÖNSSON 1879/80), *Sorbus aucuparia*, *Prunus spinosa*, *Armeniaca vulgaris* (PÉCHOUTRE 1902). Auch die etwas isoliert stehende *Neurada procumbens* besitzt nur eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle absondert (MURBECK 1916; vgl. Abb. 10, Fig. 1, 2). Zum Teil läßt sich mit Wahrscheinlichkeit aus dem Vorkommen mehrerer Embryosäcke auf ein mehrzelliges Archespor schließen, z. B. bei *Sibbaldia procumbens* (ALBANESE 1904), *Poterium muricatum*, *Waldheimia geoides* (JUEL 1918) u. a. Vgl. außer der angeführten Literatur STRASBURGER (1879 a, 1905 b), MURBECK (1901 a, b), OSTERWALDER (1910), GUIGNARD (1882 a), JACOBSON-STIASNY (1914 b), FORENBACHER (1914), BÖÖS (1917, 1924), VESQUE (1879 a), PÉCHOUTRE (1901).

Mimosaceae. Bei *Acacia*-Arten eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (GUIGNARD 1881 a).

Papilionaceae. Bei zahlreichen Arten ist eine Archesporzelle beobachtet, welche eine Deckzelle absondert. Letztere kann in Wegfall kommen bei *Cytisus purpureus* (GUIGNARD 1881 a) und *Vicia americana* (MARTIN 1914). Ein mehrzelliges Archespor wurde beobachtet bei *Medicago sativa* (1—6 Archesporzellen), *Trifolium pratense* (1—4)¹⁾, *T. repens*

¹⁾ JÖNSSON (1883) beobachtete bei *Trifolium pratense* Polyembryonie, welche wahrscheinlich auf das Auftreten mehrerer Embryosäcke zurückzuführen ist.

(1 oder 2); dagegen bei *T. hybridum* nur eine Archesporzelle (MARTIN 1914). Vgl. außer der angeführten Literatur: M. M. BROWN (1917), YOUNG (1905), WEINSTEIN (1926), SAXTON (1907), TISCHLER (1903 b).

Penaeaceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (STEPHENS 1908, 1909).

Thymelaeaceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (STRASBURGER 1909a, 1910c, OSAWA 1913a, GUÉRIN 1915, WINKLER 1906, VESQUE 1879a).

Elaeagnaceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (SERVETTAZ 1909).

Lythraceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, TISCHLER 1917).

Sonneratiaceae. Bei *Sonneratia apetala* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (KARSTEN 1891).

Rhizophoraceae. Bei *Rhizophora mangle* und *mucronata*, *Ceriops Candolleana* oft zwei oder mehr Archesporzellen, auch bei *Bruguiera*-Arten treten eine bis mehrere auf (KARSTEN 1891). Vgl. COOK (1907c).

Nyssaceae. Bei *Davidia involucrata* wurde eine größere Zahl von Archesporzellen beobachtet (HORNE 1909).

Combretaceae. Bei *Lumnitzera racemosa* eine Archesporzelle mit Deckzelle (KARSTEN 1891).

Melastomataceae. Eine Archesporzelle, die eine Deckzelle absondert (TASSI 1898a, RUYS 1925, ZIEGLER 1925).

Oenotheraceae. In der Mehrzahl der untersuchten Arten wurde ein einzelliges Archespor beobachtet; immerhin ist auch ein mehrzelliges öfters gesehen worden. Bei *Epilobium*-Arten werden nach MICHAELIS (1925) oft mehrere Archesporzellen gebildet, bei *E. luteum* bis sieben, auch SCHWEMMLE (1924) sah bei Bastarden dieser Gattung mehr oder weniger selten deren zwei. Ebenso besitzt *Godetia Whitneyi* und *Gloriosa hort.* nach TÄCKHOLM (1915) mehrere Archesporzellen, erstere bis sieben (vgl. auch HÅKANSSON 1925) und bei *Lopezia coronata* treten oft deren mehrere (bis fünf) auf (TÄCKHOLM 1914). In der Gattung *Oenothera* wurden nur sehr selten zwei oder mehr Archesporzellen gesehen. Deckzellen werden allgemein gebildet, nur bei *Lopezia coronata* wurde als Anomalie das Fehlen von Deckzellen gesehen (TÄCKHOLM 1914). Die isoliert stehende *Trapa natans* weist eine einzige Archesporzelle auf, die eine Deckzelle abgliedert (GIBELLI und FERRERO 1891, 1895). Außer der angeführten Literatur vgl. noch GUIGNARD (1882a), GEERTS (1908, 1909), MODILEWSKI (1909a), WERNER (1915), O'NEAL (1923).

Halorrhagidaceae. Bei *Myriophyllum spicatum* eine Archesporzelle, welche Deckzellen bildet (JÖNSSON 1879/80).

Gunneraceae. Bei *Gunnera*-Arten eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (SCHNEGG 1902, ERNST 1908a, MODILEWSKI 1908b, SAMUELS 1912).

Hippuridaceae. Bei *Hippuris vulgaris* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (A. FISCHER 1880, JUEL 1911).

Malvaceae. Nach der auf S. 68 erwähnten Darstellung STENARS (1925b) wird zunächst eine einzige subepidermale Archesporzelle differenziert, welche durch eine perikline Wand in eine äußere und innere Zelle geteilt wird und beide teilen sich weiter durch perikline Wände. Die unterste der so entstehenden Zellen wird normal zur Embryosack-

mutterzelle und darüber liegende Zellen können außerdem die gleiche Ausbildung wie diese erfahren, „akzessorische Embryosackmutterzellen“. Solche werden von STENAR in verschiedener Zahl, eine bis vier, bei *Malva moschata*, *alcea*, *silvestris*, *limensis*, *Modiola caroliniana*, *Lavatera thuringiaca*, *trimestris*, *arborea*, *Malope trifida*, *Althaea sulfurea*, *officinalis*, *Sidalcea neo-mexicana*, *candida*, *Malvastrum peruvianum*, *campulatum*, *capense*, *Modiolastrum malvifolium*, *Anoda cristata* beobachtet. Der über den Embryosackmutterzellen liegende Deckzellenkomplex ist im allgemeinen sehr mächtig entwickelt. Vgl. ferner die Angaben bei JÖNSSON (1879/80), GUIGNARD (1882a).

Tiliaceae. Im allgemeinen eine Archesporzelle, Deckzellen werden gebildet; zwei Archesporenzellen treten vereinzelt bei *Entelea palmata*, *Sparmannia africana* und ziemlich oft bei *Tilia tomentosa* auf. Bei *Corchorus trilocularis* wurden einige Archesporenzellen beobachtet (STENAR 1925b).

Sterculiaceae. Bei *Theobroma cacao* eine wahrscheinlich subepidermale Archesporzelle (bisweilen zwei, welche Tetraden bilden); Deckzellen vorhanden (KUIJPER 1914).

Linaceae. Bei allen untersuchten *Linum*-Arten wurde ein mehrzelliges Archespore beobachtet. Deckzellen werden nicht gebildet (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1893, BILLINGS 1901, SCHÜRHOFF 1924b). Vgl. auch Abb. 8, Fig. 5, 6.

Oxalidaceae. Bei *Oxalis*-Arten eine Archesporzelle, keine Deckzelle (HAMMOND 1908, SCHÜRHOFF 1924b).

Geraniaceae. Soweit bekannt, eine Archesporzelle (SCHÜRHOFF 1924b).

Limnanthaceae. Mehrere Archesporenzellen, von denen eine einzige fungiert, bei *Limnanthes Douglasii*; Deckzellen fehlen (STENAR 1925a).

Tropaeolaceae. Bei *Tropaeolum* eine Archesporzelle (SCHÜRHOFF 1924b).

Erythroxylaceae. Bei *Erythroxylon novogranatense* eine Archespore (SCHÜRHOFF 1924b).

Malpighiaceae. Eine Archespore bei *Malpighia coccinea* (SCHÜRHOFF 1924b).

Zygophyllaceae. Eine Archespore bei *Tribulus terrester* (SCHÜRHOFF 1924b).

Cneoraceae. Eine Archespore bei *Cneorum tricoccum* (SCHÜRHOFF 1924b).

Rutaceae. Bei allen untersuchten Arten eine Archespore, welche eine Deckzelle absondert (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, OSAWA 1912, VESQUE 1879a, SCHÜRHOFF 1924b).

Simarubaceae. Bei *Ailanthus* eine Archespore (SCHÜRHOFF 1924b).

Polygalaceae. Bei *Epirrhizanthes* und *Polygala* eine Archespore; Deckzelle vorhanden (GUIGNARD 1882a, WIRZ 1910, SHADOWSKY 1912, REISER 1911, SCHÜRHOFF 1924b).

Anacardiaceae. *Rhus toxicodendron* hat eine Archespore, welche eine Deckzelle bildet (GRIMM 1912).

Aceraceae. Bei *Acer* eine Archespore, welche eine Deckzelle bildet (MOTTIER 1893b, TAYLOR 1920).

Hippocastanaceae. Bei *Aesculus hippocastanum* mehrere Archesporzellen, welche Tetradenreihen ausbilden; Deckzellen vorhanden (JÖNSSON 1879/80).

Balsaminaceae. Bei *Impatiens* eine Archesporzelle, Deckzellen fehlen (LONGO 1907b, 1910a, OTTLEY 1918, CARROLL 1919).

Aquifoliaceae. Bei *Ilex aquifolium* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (SCHÜRHOFF 1921a).

Celastraceae. Bei *Evonymus latifolius* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80).

Staphyleaceae. Bei *Staphylea* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle bildet (JÖNSSON 1879/80, RIDDLE 1905a).

Stackhousiaceae. Bei *Stackhousia monogyna* eine Archesporzelle (BILLINGS 1901).

Coriariaceae. Bei *Coriaria* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (GRIMM 1912).

Vitaceae. Bei *Vitis vinifera* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (BERLESE 1892).

Cornaceae. Bei *Cornus florida*, *mas* und *suecica* eine, bei *C. alba* mehrere Archesporzellen; Deckzellen fehlen (MORSE 1907, HÅKANSSON 1923). Bei *Benthamia fragifera* mehrere Archesporzellen (JÖNSSON 1879/80). Bei *Aucuba japonica* eine, selten zwei Archesporzellen mit einem sich stark entwickelnden Deckzellkomplex (HORNE 1914, PALM und RUTGERS 1917). Bei *Benthamia fragifera* kann die Bildung von Deckzellen stattfinden oder unterbleiben (JÖNSSON 1881).

Araliaceae. Bei *Fatsia*, *Aralia* und *Hedera* eine, ausnahmsweise zwei Archesporzellen; Deckzellen vorhanden, nur bei *Aralia spinosa* und *Hedera helix* bisweilen fehlend (DUCAMP 1901b, 1902). Vgl. auch JÖNSSON 1879/80.

Umbelliferae. Bei zahlreichen Arten ist eine einzige Archesporzelle festgestellt; Deckzellen fehlen allgemein¹⁾. Vermehrung der Archesporzelle ist beobachtet bei: *Didiscus pilosus*, *coeruleus* (2 Archesporzellen), *Drusa oppositifolia* (viele), *Conium maculatum* (mehrere, meist 3), *Anethum graveolens* (2—6), *Foeniculum vulgare* (mehrere), *Aethusa cynapium* (3—6), *Seseli montana* (2—3, selten 1), *gracile* (mehrere), *Partenschlagia ramosissima* (1 oder 2), *Angelica silvestris* (viele), *lucida* (2—3), *Lophosciadium meifolium* (2—3), *Ferula foetida* (2), *Ferulago galbanifera* (mehrere), *Opopanax chironium* (bis 10), *Peucedanum palustre* (4), *hispanicum* (5 oder mehr), *Pastinaca sativa* (6—8), *Heracleum sibiricum* (7—8), *sphondylium* (7—8), *villosum* (7—8), *Zozimia absinthifolia* (6—8). Vgl. HÅKANSSON (1923), BEGTEL (1925), JURICA (1922).

Plumbaginaceae. Durchwegs eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (DAHLGREN 1916).

Theophrastaceae. Bei *Clavija longifolia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (DAHLGREN 1916).

Primulaceae. Im allgemeinen eine Archesporzelle, Deckzelle wird nicht gebildet. Bei *Lysimachia vulgaris*, *Cortusa Matthioli* und *Primula officinalis* bisweilen zwei, bei letzterer Art einmal sogar drei Archesporzellen beobachtet (JÖNSSON 1879/80, DAHLGREN 1916).

¹⁾ Auch *Sium* (COULTER und CHAMBERLAIN 1903, S. 65) „has no parietal cell“. Diese Angabe wird von SCHÜRHOFF (1926 b, S. 636) falsch wiedergegeben.

Myrsinaceae. Bei *Ardisia crispa* (JAENSCH 1905) und *Aegiceras majus* (KARSTEN 1891) eine Archesporzelle, bei letzterer vereinzelt zwei; keine Deckzellen werden gebildet; vgl. auch DAHLGREN (1916).

Clethraceae. Bei *Clethra alnifolia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (SAMUELSSON 1913).

Pirolaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (KOCH 1882, STRASBURGER 1877, SAMUELSSON 1913 u. a.). Bei *Sarcodes sanguinea* eine, selten zwei Archesporzellen (OLIVER 1891, Fig. 40).

Ericaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, SAMUELSSON 1913). Vgl. auch VESQUE (1879a).

Empetraceae. Bei *Empetrum nigrum* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (SAMUELSSON 1913).

Epacridaceae. Bei *Epacris* und *Styphelia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (SAMUELSSON 1913, BROUGH 1923, 1924).

Diapensiaceae. Bei *Diapensia lapponica* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (SAMUELSSON 1913).

Ebenaceae. Bei *Diospyros virginiana* und *kaki* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (HAGUE 1911, YASUI 1915).

Symplocaceae. Bei *Symplocos Klotzschii* eine, manchmal mehrere Archesporzellen, keine Deckzellen (CHIRTOIU 1918).

Convolvulaceae. Bei *Convolvulus*-Arten eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle¹⁾ ausbildet (K. PETERS 1908).

Cuscutaceae. Bei *Cuscuta europaea* und *lupuliformis* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle¹⁾ absondert (K. PETERS 1908, ASPLUND 1920).

Polemoniaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, SCHNARF 1921a).

Hydrophyllaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, SVENSSON 1925).

Boraginaceae. Im allgemeinen eine Archesporzelle, keine Deckzelle; bei *Lycopsis arvensis*, *Borago officinalis* und *Heliotropium europaeum* selten zwei Archesporzellen (GUIGNARD 1882a, SVENSSON 1922, 1925). Vgl. auch VESQUE (1878, 1879a).

Solanaceae. Im allgemeinen eine Archesporzelle, keine Deckzelle (GUIGNARD 1882a, JÖNSSON 1879/80, SOUÈGES 1907, PALM 1922c). Bei *Solanum tuberosum* selten zwei Archesporzellen und in späteren Stadien selten zwei Embryosäcke auftretend, die durch ein Gewebe getrennt sind (YOUNG 1922, 1923).

Scrophulariaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, 1881, NOLL 1883, MEUNIER 1897, GUIGNARD 1882a, VESQUE 1879a, SCHMID 1906, EVANS 1919, SCHERTZ 1919, WURDINGER 1910, MICHELL 1915, LUNDQUIST 1915, COOK 1924a, HÅKANSSON 1926). Ganz selten wurden bei einzelnen Arten zwei Archesporzellen beobachtet, so bei *Celsia pontica* (HÅKANSSON 1926), *Pedicularis Oederi* (JÖNSSON 1879/80), *palustris*, *verticillata*, *tuberosa*, *foliosa* (SCHMID 1906), *sceptrum Carolinum* (LUNDQUIST 1915), *Lathraea squamaria* (SCHMID

¹⁾ SVENSSON (1925, S. 137) fragt sich, ob es sich bei diesen Convolvulaceae und Cuscutaceae wirklich um echte, dem Archespor entstammende Deckzellen und nicht um Abkömmlinge der Nuzellus-Epidermis handle.

1906), *Scrophularia nodosa* (SCHMID 1906), *Melampyrum silvaticum*, *pratense* (SCHMID 1906); bei letzterer Art auch vereinzelt drei.

Lentibulariaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (LANG 1901, WYLIE und YOCOM 1923).

Orobanchaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle bei *Orobanche* (BERNARD 1903); bei *Christisonia neilgherrica* nach WORSDELL (1897) selten zwei Archesporzellen. Vgl. ferner A. C. SMITH (1909).

Gesneriaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle. Bei *Ramondia serbica* selten zwei Archesporzellen (COOK 1907b, SCHNARF 1921b, GLIŠIČ 1924).

Bignoniaceae. Bei *Bignonia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (GUIGNARD 1882a, DUGGAR 1899).

Pedaliaceae. Bei *Trapella sinensis* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (OLIVER 1888).

Martyniaceae. Bei *Martynia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (ANDERSON 1922).

Acanthaceae. Bei *Acanthus ilicifolius* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (KARSTEN 1891).

Verbenaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, TREUB 1883b, KANDA 1920, SCHNARF 1925).

Labiatae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (STRASBURGER 1879a, JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, SCHNARF 1917a). Vereinzelt oder doch ziemlich selten zwei Archesporzellen beobachtet bei *Lamium maculatum* (STRASBURGER 1879a), *Galeopsis pubescens* und *speciosa* (SCHNARF 1917a). Vgl. auch VESQUE (1878).

Globulariaceae. Bei *Globularia tricosantha* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80).

Plantaginaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, EKSTRAND 1918, SCHNARF 1917b, SHADOWSKY 1924).

Loganiaceae. Bei *Spigelia* und *Goniostema* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (DAHLGREN 1922).

Buddleiaceae. Bei *Buddleia* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (DOP 1913a).

Gentianaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JACOBSSON-PALAY 1920c, STOLT 1921, FIGDOR 1897, JOHOW 1885).

Menyanthaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (STOLT 1921).

Apocynaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (FRYE und BLODGETT 1905, GUIGNARD 1917a, b).

Asclepiadaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (FRYE 1902, SEEFELDNER 1912, DOP 1903a, b, GUIGNARD 1917a, b, 1922a); nur bei *Asclepias tuberosa* ist das gelegentliche Auftreten zweier oder dreier Archesporzellen beobachtet (FRYE 1902).

Oleaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (GUIGNARD 1882a, BILLINGS 1901). Auf mehrzelliges Archespor deuten die Angaben über *Jasminum nudiflorum* bei JÖNSSON (1881).

Caprifoliaceae. Bei *Lonicera*-Arten nach JÖNSSON (1879/80), VESQUE (1878, 1879a) und GUIGNARD (1882a) eine Archesporzelle, keine Deckzelle. Bei *Viburnum opulus* tritt jedoch nach ASPLUND (1920) eine Deckzelle auf. *Sambucus racemosa* mit einer Archesporzelle ohne Deckzellbildung (JÖNSSON 1879/80, LAGERBERG 1909), HORNE (1914) fand

aber, daß in den verkümmerten Samenanlagen ein mehrzelliges Archespor angelegt werde. Bei *Linnaea borealis* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (GIGER 1913, JÖNSSON 1879/80). Ebenso bei *Adoxa moschatellina*; außer der normalen Archesporzelle bisweilen eine tiefgelegene, die sich ebenfalls zu einem Embryosack entwickeln kann (EICHINGER 1907, LAGERBERG 1909).

Rubiaceae. Ein mehrzelliges Archespor, das bei *Crucianella*-Arten aus etwa 12—15, bei *Vaillantia hispida* aus etwa 12, bei *Diodia virginiana* aus etwa 7 Zellen besteht; verhältnismäßig schwach ist es bei *Rubia tinctorum* entwickelt. Deckzellen dürften im allgemeinen fehlen und werden nur für *Coffea*-Arten ausdrücklich angegeben (LLOYD 1902, v. FABER 1912, PIERPAOLI 1917, VESQUE 1879a).

Valerianaceae. In sehr frühen Entwicklungsstadien, bevor noch das Integument angelegt und während die Umbiegung des Ovularhöckers eingeleitet ist, zeigen bei manchen Vertretern mehrere Zellen (2—5) die für die Archesporzellen charakteristische Differenzierung. Gewöhnlich wird nur eine, die mittlere derselben zur eigentlichen Archesporzelle, seltener zwei (bei *Valeriana*-Arten), die anderen degenerieren und können als potentielle Archesporzellen bezeichnet werden. Deckzellen werden nicht gebildet. In sterilen Samenanlagen oft mehrere gleich stark entwickelte Archesporzellen (ASPLUND 1920; vgl. ferner JÖNSSON 1881, VESQUE 1878).

Dipsacaceae. Vermutlich eine Archesporzelle, keine Deckzelle. Vgl. LAVIALLE (1925 a, b), GUIGNARD (1882a).

Calyceraceae. Bei *Acicarpa tribuloides* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (DAHLGREN 1915a).

Cucurbitaceae. Durchwegs eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (MELLINK 1880, KIRKWOOD 1905, TILLMANN 1906, KRATZER 1918). Vereinzelt wurden zwei Archesporzellen beobachtet bei *Cucurbita* sp. (SYKES 1909) und *Bryonia alba* × *dioica* (TISCHLER 1908).

Campanulaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1881, GUIGNARD 1882a, D'HUBERT 1896, VESQUE 1878, 1879a).

Lobeliaceae. Eine Archesporzelle, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80, VESQUE 1878, WARD 1880b, ARMAND 1912).

Stylidiaceae. Bei *Stylidium adnatum* eine Archesporzelle, keine Deckzelle (VESQUE 1878).

Compositae. Vorherrschend eine Archesporzelle, keine Deckzelle. Bei folgenden Arten wurde ein mehrzelliges Archespor festgestellt: so bei *Aster Pattersoni* (PALM 1914a; vgl. Abb. 8, Fig. 7), während sonst in der Gattung nur eine bekannt ist. Dieselbe Stellung nimmt *Erigeron glabellus* in seiner Gattung ein (CARANO 1921). Mehrere Archesporzellen ferner bei *Ambrosia maritima* (LANGLET 1925), *Anthemis tinctoria*, wo deren 1—4 auftreten (HOLMGREN 1915), und bei *Artemisia nitida* (CHIARUGI 1926). Viele Archesporzellen bei *Achillea millefolium* und *ptarmica* (DAHLGREN 1920), bei *Cladanthus arabicus* (DAHLGREN 1920), eine dagegen nur bei *Matricaria chamomilla* (PALM 1914a). Ebenso besitzt *Tanacetum vulgare* nach PALM (1914a) nur eine Archesporzelle, dagegen *Pyrethrum balsaminatum* 2—3 (WARD 1880b, PALM 1915), *corymbosum* sogar 10—16 (PALM 1914a, 1915), während *Pyrethrum parthenium* var. *aureum* eine und nur selten zwei aufweist (PALM 1915). In der Gattung *Chrysanthemum* besitzen *nipponicum* und

Decaisneanum nur eine Archespozelle, *arcticum* 1—2, *frutescens* 2—3, *carinatum* 3—7, *coronarium* 4—6, *roseum* 5—10 (TAHARA 1921) und *leucanthemum* (JÖNSSON 1879/80, TAHARA 1921) 2—4. In der verhältnismäßig gut untersuchten Verwandtschaft von *Senecio* ist nur vereinzelt ein vermehrtes Archespor beobachtet worden und da hat es mehr den Charakter einer Ausnahmerscheinung. Bei *Senecio Heritieri* treten öfters zwei Archespozellen auf, ebenso bei *S. Roberti Friesii*, dagegen bei *S. clivorum* ganz vereinzelt (AFZELIUS 1924)¹⁾. Bei *Adenostyles albifrons* fand LANGLET (1925) vereinzelt zwei Archespozellen übereinander. Außer den angeführten Autoren vgl. noch STRASBURGER (1879 a), VESQUE (1878, 1879 a), GUIGNARD (1882 a), NORRIS (1892), MERRELL (1900), JUEL (1900 b, 1904, 1906), OPPERMAN (1904), MURBECK (1904), SCHILLER (1907), ROSENBERG (1908, 1909 b, 1909 c, 1912, 1917), KIRKWOOD (1910), OSAWA (1913 b), AYRES (1915), CARANO (1913 a, b, 1915 a, 1915 c, 1918, 1919 a, b, 1920, 1924), TÄCKHOLM (1916), SEARS (1917, 1922), HOLMGREN (1919), SMALL (1919), STORK (1920), SCHÜRHOFF (1920 a), HOWE (1922, 1926) u. a.

Alismataceae. Bei *Alisma* und *Echinodorus* eine Archespozelle, keine Deckzelle (A. FISCHER 1880, NITZSCHKE 1914).

Butomaceae. Bei *Butomus umbellatus* eine oder mehrere Archespozellen, Deckzelle vorhanden oder fehlend (NITZSCHKE 1914, HOLMGREN 1913). Bei *Limnocharis emarginata* eine bis vier Archespozellen (NITZSCHKE 1914), bei *Hydrocleis nymphaeoides* eine (SUESSENGUTH 1919). Bei den letztgenannten Bildung von Deckzellen. Vgl. auch VESQUE (1878).

Hydrocharitaceae. Durchaus eine Archespozelle, die eine Deckzelle abgliedert (BURR 1903, WYLIE 1904, RIDDLE 1905 b, TASSI 1900, PALM 1915).

Scheuchzeriaceae. Bei *Lilaea subulata* und *Triglochin maritimum* eine Archespozelle, die eine Deckzelle bildet (VESQUE 1879 a, CAMPBELL 1898, SCHNARF 1925); bei *Triglochin palustre* selten zwei Archespozellen (A. FISCHER 1880).

Aponogetonaceae. Bei *Aponogeton* eine Archespozelle, die eine Deckzelle abgliedert; bei *A. ulvaceus* als Ausnahme einmal zwei Archespozellen, von denen eine subepidermal, die andere in größerer Tiefe eines auffallend großen Nuzellus lag (AFZELIUS 1920).

Potamogetonaceae. Eine Archespozelle, die eine Deckzelle abgliedert; bei *Ruppia rostellata* selten zwei Archespozellen auftretend (CAMPBELL 1897, WIEGAND 1898, 1900, HOLFERTY 1901, MURBECK 1902 b, GRAVES 1908, ROSENBERG 1901 a).

Najadaceae. Bei *Najas flexilis* eine Archespozelle, welche eine Deckzelle abgliedert (CAMPBELL 1897).

Triuridaceae. Bei *Sciaphila nana* eine Archespozelle (WIRZ 1910).

Liliaceae. Die Entwicklung des Archespor zeigt vor allem insofern große Variabilität, zum Teil auch innerhalb der einzelnen Unterfamilien, als oberhalb der meist einzigen Embryosackmutterzellen Deck-

¹⁾ Bei *Senecio Cineraria* sah AFZELIUS (1924) als Ausnahme einen dicken Nuzellus mit einem mehrschichtigen Gewebe-Komplexe; eine Zelle erwies sich als Archespozelle, die anderen steril.

zellen vorhanden sind oder nicht. So besitzen unter den Melanthoideae *Tofieldia* (SEELIEB 1924) und *Heloniopsis* (ONO 1926) Deckzellen, dagegen *Gloriosa* (AFZELIUS 1918), *Tricyrtis* (GUIGNARD 1882a, 1884, IKEDA 1902), *Colchicum* (HEIMANN-WINOWAR 1919) und *Uvularia* (ALDEN 1912) nicht. Unter den Asphodeloideae wird bei *Anthericum* (STRASBURGER 1879a), *Chlorophytum* (JÖNSSON 1879/80), *Haworthia* (MELLINK 1880) und *Gasteria* (STIFFLER 1925) eine Deckzelle gebildet, dagegen fehlt diese in der Regel bei *Hemerocallis fulva* (STRASBURGER 1879a). Unter den Lilioideae haben *Lilium*, *Fritillaria* und *Tulipa* (nach zahlreichen Autoren) keine Deckzellen, während bei *Scilla*-Arten (SCHNIEWIND-THIES 1901, MC. KENNEY 1904) und *Agraphis* (GUIGNARD 1882a, MELLINK 1880), *Ornithogalum* (VESQUE 1878, GUIGNARD 1882a) und *Hyacinthus* (MELLINK 1880) solche gebildet werden. Bei den Dracenoideae wird für *Yucca filamentosa* (REED 1903) und *glauca* (FOLSOM 1916) die Bildung einer Deckzelle angegeben, während bei *Y. gloriosa* (GUIGNARD 1882a, FOLSOM 1916) eine solche fehlt. In der Gattung *Allium* scheint im allgemeinen die Archesporzelle keine Deckzelle abzugliedern. Dagegen ist bei den meisten untersuchten Asparagoideae eine solche vorhanden, so bei *Smilacina* (MAC ALLISTER 1909, 1913, 1914), *Majanthemum* (MAC ALLISTER 1914, JÖNSSON 1879/80), *Streptopus* (MAC ALLISTER 1914), *Polygonatum* (MAC ALLISTER 1914, JÖNSSON 1879/80, VESQUE 1879a), *Convallaria* (WIEGAND 1900, MELLINK 1880, SCHNIEWIND-THIES 1901), *Paris* (ERNST 1902), *Trillium cernuum* (HEATLEY 1916), *sessile* (SPANGLER 1925); bei *Trillium grandiflorum* dagegen keine Deckzelle (ERNST 1902). Das Auftreten von mehr als einer Archesporzelle ist in dieser Familie als eine gelegentlich auftretende Ausnahmeerscheinung zu werten und wird z. B. angegeben für *Lilium martagon* (SARGANT 1896b), *candidum* (BERNARD 1900), *longiflorum* (FERGUSON 1907) und zwar handelt es sich hier um das gelegentliche Vorkommen zweier Archesporzellen, die meist nebeneinander, selten durch eine Zellschichte voneinander getrennt auftreten. Bei *Lilium philadelphicum* wurde aber auch vereinzelt das Auftreten von drei und fünf Archesporzellen beobachtet (COULTER und CHAMBERLAIN 1903, S. 61). *Fritillaria messanensis* weist als Seltenheit (LECHMERE 1910), *F. meleagris* häufiger (LIDFORSS 1897) zwei Archesporzellen auf. Dasselbe wurde ferner gelegentlich gesehen bei *Veltheimia* sp. (STIFFLER 1925), *Yucca gloriosa* (VESQUE 1879a), *Smilacina stellata*, *sessilifolia*, *racemosa*, *amplexicaulis* (MAC ALLISTER 1909, 1913, 1914), *Majanthemum canadense* (MAC ALLISTER 1914) und oft kommt es schließlich vor bei *Polygonatum commutatum* (MAC ALLISTER 1914). Außer den angeführten Autoren vgl. ferner TREUB und MELLINK (1880), WARMING (1878), VESQUE (1878), HERAIL (1889), KOERNICKE (1901b), GUIGNARD (1884), FURLANI (1904), R. W. SMITH (1911), MODILEWSKI (1925), DIXON (1895), CATTORINI (1914).

Pontederiaceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (COKER 1907, W. R. SMITH 1898); bei *Eichhornia crassipes* bisweilen zwei Archesporzellen (W. R. SMITH 1898).

Amaryllidaceae. In dieser Familie werden bald Deckzellen gebildet, bald fehlen sie. Ersteres ist der Fall bei *Haemanthus*, *Clivia*, *Ixolirion*, *Galanthus* (STENAR 1925b), *Fourcroya cubensis* (ERNST 1918, S. 488), *Cyrtanthus parviflorus* (STIFFLER 1925), *Pancratium maritimum*

(SHADOWSKY 1925 a)¹⁾; letzteres bei *Narcissus* (GUIGNARD 1882 a, MELLINK 1880, STENAR 1925 b), *Cooperia Drummondii* (CHURCH 1916), *Alstroemeria pulchella*, *Eucharis amazonica*, *Hypoxis*, *Bomarea*, *Curculigo*, *Crinum latifolium* (STENAR 1925 b). In der Regel ist nur eine einzige Archeporzelle vorhanden. Eine Ausnahme bilden *Buphane disticha*, wo nach SCHLIMBACH (1924) öfters zwei Embryosäcke (Entwicklung nach dem *Lilium*-Typus!) vorkommen, und vielleicht auch *Crinum asiaticum*, wo GOEBEL (1889) gelegentlich zwei Embryosäcke fand. Vgl. ferner VESQUE (1879 a), *Anigosanthus flavidus* (von manchen Autoren zu den Haemodoraceae gestellt) hat eine Archeporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (STENAR 1927).

Velloziaceae. Bei *Vellozia elegans* eine Archeporzelle, keine Deckzelle (STENAR 1925 b).

Iridaceae. Soweit bekannt stets nur eine Archeporzelle. Deckzellen sind bei *Romulea* (FERRARIS 1902), *Tritonia aurea* (STRASBURGER 1879 a), *Sisyrinchium* (STRASBURGER 1879 a) und *Crocus* (HIMMELBAUR 1926) beobachtet; bei *Iris stylosa* treten bald Deckzellen auf, bald fehlen sie (GUIGNARD 1882 a). Vgl. ferner VESQUE (1878, 1879 a), KOERNICKE (1901).

Juncaceae. Eine Archeporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (A. FISCHER 1880, BRENNER 1922).

Bromeliaceae. Bei *Billbergia Coppei* (GUIGNARD 1882 a) und *Tillandsia usneoides* (BILLINGS 1904) eine Archeporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert.

Dioscoreaceae. Bei *Dioscorea sinuata* eine Archeporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (SUESSENGUTH 1919).

Taccaceae. Bei *Tacca cristata* und *Schizocapsa plantaginea* eine Archeporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (SUESSENGUTH 1919, HÅKANSSON 1921); bei beiden treten selten zwei Archeporzellen auf.

Burmanniaceae. Eine Archeporzelle, keine Deckzelle (ERNST und BERNARD 1910, 1911, 1912 a, b, 1914, ERNST 1909, PFEIFFER 1918, K. MEYER 1909, JOHOW 1885, 1889).

Commelinaceae. Eine Archeporzelle, welche bei *Tradescantia virginica* (STRASBURGER 1879 a) und *T. elatior* (JÖNSSON 1879/80) Deckzellen abgliedert, bei *Commelina stricta* (GUIGNARD 1882 a) dagegen nicht.

Xyridaceae. Bei *Xyris indica* eine Archeporzelle, keine Deckzelle (WEINZIEHER 1914).

Eriocaulaceae. Eine Archeporzelle bei *Eriocaulon septangulare*, keine Deckzelle (R. W. SMITH 1910).

Centrolepidaceae. Eine Archeporzelle bei *Centrolepis tenuior*, keine Deckzelle (JÖNSSON 1879/80).

Cyperaceae. Eine Archeporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (A. FISCHER 1880, HEILBORN 1918, SUESSENGUTH 1919).

Gramineae. Eine Archeporzelle, im allgemeinen keine Deckzellbildung. Die Bildung einer Deckzelle, welche meist ungeteilt bleibt und sich selten auch durch eine horizontale Wand teilt, wird von GUIGNARD (1882 a) für *Cornucopiae nocturnum* angegeben. Ferner gliedert die Archeporzelle von *Zea mays* eine Deckzelle ab, ohne daß es jedoch

¹⁾ Der Autor gibt an, daß die Archeporzelle in der zweiten oder dritten Schicht unter der Epidermis entsteht; der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang derselben mit der subepidermalen Schichte erscheint jedoch wahrscheinlich.

zur Abgrenzung durch eine feste Zellwand kommt, und diese Deckzelle geht, ohne daß sie sich teilt, sehr bald zugrunde (WEATHERWAX 1919). Als seltene Erscheinung wurden zwei Archesporzellen bei *Oryza sativa* beobachtet (KUWADA 1910). Vgl. A. FISCHER (1880), GUIGNARD (1882 a), GOLINSKI (1893), KOERNICKE (1896), TANNERT (1905), CANNON (1900), COULON (1923), SCHNARF (1926).

Cannaceae. Bei *Canna indica* eine Archesporzelle, welche meistens eine Deckzelle abgliedert (GUIGNARD 1882 a, HUMPHREY 1896, WIEGAND 1900). Vgl. auch JÖNSSON (1879/80).

Musaceae. Eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert; bei *Musa sapientum* „Appelbacove“ nach D'ANGREMOND (1915) vereinzelt zwei Archesporzellen. Vgl. im übrigen HUMPHREY (1896), BROWN und SHARP (1911), FISCHLER (1913).

Orchidaceae. Meist nur eine Archesporzelle, niemals werden Deckzellen gebildet. Verhältnismäßig oft fand PACE (1909) bei *Calopogon pulchellus* zwei Archesporzellen, entweder nebeneinander oder durch Nuzellusgewebe voneinander getrennt. Ausnahmsweise auch bei *Gastrodia elata* zwei Archesporzellen (KUSANO 1915). Bei *Oncidium praetextum* wurden von AFZELIUS (1916) in vier Fällen Epidermiszellen des Nuzellus beobachtet, welche als Embryosackmutterzellen ausgebildet waren. Vgl. im übrigen VESQUE (1878), STRASBURGER (1877, 1879 a, 1884 a), PACE (1907, 1914), W. H. BROWN (1909), W. H. BROWN und SHARP (1911), SHARP (1912), VERMOESEN (1911), CHODAT (1913), AFZELIUS (1922), K. HEUSSER (1915), BARANOW (1915, 1917, 1925) u. a.

Palmae. Bei *Nipa fruticans* und *Actinophloeus Macarthurii* nach RADERMACHER (1925) eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert; ebenso bei *Chamaedorea latifolia* nach JÖNSSON (1879/80). Vgl. auch die Angaben bei BAUCH (1911).

Araceae. Die Verhältnisse zeigen hier sehr große Mannigfaltigkeit. Hinsichtlich der Bildung einer Deckzelle ist zu bemerken, daß in manchen Fällen eine solche abgegliedert wird, wie bei *Symplocarpus foetidus* (ROSENDAHL 1909), *Anthurium cristallinum*, *Dieffenbachia Daraguiniana*, *Philodendron Wendlandii* (GOW 1913), *Anthurium violaceum*¹⁾ (CAMPBELL 1905); bei anderen Arten kann eine Deckzelle gebildet werden oder nicht wie bei *Dieffenbachia seguine* (CAMPBELL 1900), *Nephtytis liberica* (CAMPBELL 1905) und vielleicht auch bei *Zantedeschia aethiopica* (CAMPBELL 1903, MICHELL 1916). Vielfach unterbleibt die Bildung von Deckzellen vollkommen, insbesondere dort, wo mehrere Archesporzellen angelegt werden wie bei *Aglonema commutatum* (CAMPBELL 1903), *Arisaema triphyllum* (MOTTIER 1892, GOW 1913, PICKETT 1913, 1915); außer den zuletzt genannten hat auch *Nephtytis liberica* ein mehrzelliges Archespor, über dessen Entwicklung nähere Einzelheiten fehlen. Vgl. ferner JÖNSSON (1879/80), MÜCKE (1908).

Lemnaceae. Bei *Lemna minor* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (CALDWELL 1899), ebenso bei *L. trisulca* (JÖNSSON 1879/80).

Pandanaceae. Bei *Pandanus* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (CAMPBELL 1909, 1910, 1911).

¹⁾ Vielleicht handelt es sich indes bei *Anthurium violaceum* nicht um eine Deckzelle, sondern um eine zweite Archesporzelle, da sie einmal vier freie Kerne enthielt.

Sparganiaceae. Bei *Sparganium ramosum* eine Archesporzelle, die eine Deckzelle abgliedert (DIETZ 1887).

Typhaceae. Bei *Typha* eine Archesporzelle, welche eine Deckzelle abgliedert (DAHLGREN 1918; vgl. auch DIETZ 1887, SCHAFFNER 1897b). Vereinzelt auch zwei Archesporzellen (DAHLGREN 1918).

Wenn wir die Variabilität in der Entwicklung und im Bau des weiblichen Archespors überblicken, zeigt sich zunächst, daß diese Verschiedenheit zum Teil mit der Beschaffenheit der Samenanlage, insbesondere des Nuzellus verknüpft ist. Krassinuzellate Samenanlagen weisen im allgemeinen einen wohlentwickelten Deckzellenkomplex auf, während tenuinuzellate keine Deckzellen ausbilden. Diese Regel weist indessen eine ganze Anzahl Ausnahmen auf. Die tenuinuzellaten Samenanlagen von *Cuscuta* und *Convolvulus*, wo Deckzellen angegeben werden (vgl. S. 85), sind vielleicht nicht ganz sicher erwiesene Fälle; aber unter den krassinuzellaten Pflanzen gibt es eine nicht unbedeutende Zahl, bei der gegen die Regel die Ausbildung von Deckzellen unterbleibt, wie bei den meisten Ranunculaceae. Diese Fälle sind deshalb von Interesse, weil sie zeigen, daß die Rückbildung der Deckzellen nicht einfach eine Folge der Reduktion des Nuzellus ist, sondern unabhängig von dieser vor sich gehen kann. Daß die Ausbildung von Deckzellen das primitivere, ihr Fehlen das abgeleitete Verhalten ist, erscheint wohl kaum zweifelhaft, insbesondere im Hinblick auf die Entstehung des Archespors in den Antheren und auf die entsprechenden Vorgänge bei niederen Kormophyten. Wenn wir das typische Verhalten bei der Entwicklung des Archespors in den Antheren zum Vergleich heranziehen, sehen wir, daß hier die subepidermale primäre Archesporzelle in die äußere parietale und die innere sporogene Zelle geteilt wird. Diese beiden Tochterzellen erscheinen scharf differenziert; aus der parietalen entstehen stets nur Bestandteile der Antherenwandung, die sporogenen erfahren Zellteilungen und, nachdem diese früher oder später aufgehört haben, gehen aus ihnen die Pollenmutterzellen hervor, nur vereinzelt werden die sporogenen Zellen der Anthere direkt zu Pollenmutterzellen.

Gegenüber diesem Entwicklungsgang erscheint der Weg, auf welchem das weibliche Archespor im Ovulum entsteht, in mehr oder weniger hohem Maße verkürzt. Am meisten übereinstimmend erweisen sich wohl noch die Verhältnisse, wie sie bei *Casuarina* beschrieben wurden. Doch liegen hier keine genaueren Befunde über die Zellteilungsfolge vor; wir wissen nicht, ob hier die erste perikline Teilung in den primären, subepidermalen Archesporzellen auch eine Differenzierung in parietale (Deck-) und sporogene Schichten einleitet; wir wissen eigentlich nur das eine mit Sicherheit, daß zum mindesten ein Teil des späteren, auffallend differenzierten sporogenen Gewebes von einer subepidermalen Periblemschicht abstammt. Bei anderen Monochlamydeen ist selbst dies nicht nachgewiesen, z. B. bei *Corylus*, *Quercus*, *Carpinus* u. a. und wir können nur vermuten, daß sich auch in diesen Fällen ein ontogenetischer Zusammenhang des vielzelligen Archespors mit einer subepidermalen Periblemschicht nachweisen lassen dürfte.

Gerade diese Befunde bei *Casuarina*, bei Fagaceae, Betulaceae, ferner bei Salicaceae, Juglandaceae haben aber die Anschauung hervor-

gerufen, daß ein mehrzelliges Archespor ein ursprünglicher Charakter sei (NAWASCHIN 1899 c, WETTSTEIN 1924, ENGLER 1926, KARSTEN 1918 u. a.). Diese Anschauung stützt sich z. T. nicht nur darauf, daß in den genannten Familien ein vielzelliges Archespor vorkommt, sondern auch zum Teil darauf, daß es auch innerhalb der Polycarpicae auftritt, die von anderer Seite als sehr primitiv betrachtet werden. In dieser Ordnung tritt es zum Beispiel bei den Calycanthaceae und Lauraceae in schöner Ausbildung auf und an einen diesen Familien nahestehenden Typus lassen sich die Rosaceae anschließen, die fast durchwegs ein vielzelliges Archespor besitzen, das in mancher Hinsicht sogar noch primitiver erscheinen könnte, als das der Calycanthaceae, denn es besitzt einen wohlentwickelten Deckzellenkomplex.

Die Anschauung, daß ein mehrzelliges Archespor ein ursprünglicher Angiospermencharakter sei, hat jedoch vielfach Widerspruch erfahren. Die Autoren, die einen solchen erheben, berufen sich vor allem auf das Vorkommen mehrerer bis vieler Archesporzellen in sicherlich nicht primitiven Abteilungen des Systems, z. B. bei Rubiaceae, Compositae, Cruciferae u. a. Zu diesen Autoren gehört vor allem MURBECK (1901 a), LLOYD (1902, S. 63) u. a. In der Tat erscheint diese Kritik berechtigt, wenn wir die im vorangegangenen gebrachte Liste durchgehen. Fast in allen besser durchforschten Abteilungen (wenigstens der Dikotyledonen) lassen sich Formen ausfindig machen, bei welchen ein mehrzelliges Archespor, d. i. eine Mehrheit von Embryosackmutterzellen zur Beobachtung gelangt ist. Wir können dabei auch von denjenigen Fällen ganz absehen, wo als Ausnahme, als Abnormalität, als Seltenheit das Auftreten zweier Archesporzellen statt der gewöhnlichen einzigen beobachtet wurden. Vielleicht hängt es nur von der Geduld des Autors und der Größe des untersuchten Materials ab, ob ein Autor bei der Untersuchung einer Pflanze mit einzelligem Archespor auch einmal ein Ovulum mit zwei Embryosackmutterzellen findet.

Also sehen wir von diesen Zufälligkeiten, über deren Bedeutung wir nicht urteilen wollen, vollkommen ab und ebenso von den früher erwähnten Familien, die entweder den primitiven Urtypen nahestehen oder doch Knotenpunkte in der Stammesgeschichte vorstellen dürften, so finden wir insbesondere unter den Papilionaceae, Cruciferae, Oenotheraceae, Cornaceae, Umbelliferae, Rubiaceae und Compositae eine größere oder geringere Zahl von Arten mit normalerweise mehrzelligem Archespor. Es ist sicherlich schwer, wenn nicht gänzlich ausgeschlossen, diese Fälle durch Festhalten eines primitiven Charakterzuges zu erklären und zwar aus verschiedenen Gründen.

Wenn wir zunächst die Compositae betrachten, fällt es auf, daß die Formen mit mehrzelligem Archespor gewissermaßen in verschiedenen Abteilungen des Compositensystems eingestreut auftreten. Schon diese Verbreitung schließt die Annahme vollständig aus, die Formen mit vielzelligem Archespor als ursprünglich, die mit einzelligem als abgeleitet zu betrachten. Ferner ist zu bemerken, daß auch die ersteren tenuinuzellat sind; sie haben unter der Epidermis des Nuzellus statt der normalen einzigen eine Mehrzahl von Archesporzellen, welche in der Regel alle gleichzeitig in die Prophasen der heterotypischen Teilung eintreten (vgl. Abb. 8, Fig. 7). Das Auftreten tenuinuzellater Samenanlagen und die Unterdrückung der Deckzellen sind gewiß in so hohem

Maße abgeleitete Charaktere, daß wohl kaum anzunehmen ist, daß mit ihnen zusammen eine primitive Mehrzelligkeit des Archespors auftreten könnte. Unter solchen Umständen können wir das mehrzellige Archespor, wie es uns in der Gattung *Aster* nur bei *A. Pattersoni* und *capensis*, in der Gattung *Erigeron* nur bei *Erigeron glabellus*, ferner bei verschiedenen Anthemideen entgegentritt, nur als eine Progression, als eine sekundäre Förderung des ursprünglich einzelligen Archespors betrachten. Dies ist offenbar auch die Ansicht TAHARAS (1915a, 1921), der innerhalb der Gattung *Chrysanthemum* eine Reihe feststellen konnte, deren ein Endglied eine Art mit einzelligem Archespor ist und deren anderes Endglied von *Chr. roseum* gebildet wird, wo 5—10 (im Durchschnitt 7,3) Archesporzellen auftreten. TAHARA findet nun, daß die Mehrzelligkeit vor allem bei den in Gärten gezogenen Arten ausgeprägt und somit eine sekundäre Erscheinung ist. Auch für JACOBSSON-STIASNY (1916, S. 60f) ist die Mehrzelligkeit des Archespors dieser Compositae eine derjenigen Erscheinungen, in welchen günstige Ernährungsverhältnisse im Bereiche des weiblichen Gametophyten zum Ausdruck kommen.

Außerordentlich ähnlich wie bei den Compositae liegen die Verhältnisse bei den Umbelliferae. Besonders zeichnet sich durch ein mehrzelliges Archespor „die Peucedaneae-Gruppe aus, von der nur zwei Arten ein einzelliges zu haben schienen. In der Untergruppe der Seselinae hatten einige Arten konstant mehrzelliges Archespor, andere konstant einzelliges, während manche zu variieren schienen. Unter den übrigen Apioiden hatte nur *Conium* ein mehrzelliges Archespor, das sich außerdem bei *Didiscus coerulea*, *Bowlesia* und *Drusa* fand“ (HÅKANSSON 1923, S. 88). Mit Rücksicht auf diese Verteilung der Formen mit mehrzelligem Archespor, ferner mit Rücksicht darauf, daß in der ganzen Familie die Samenanlagen tenuinuzellat oder doch fast tenuinuzellat sind und niemals Deckzellen ausgebildet werden, können wir HÅKANSSON (1923, S. 88) zustimmen, wenn er bei den Umbelliferen eine Embryosackmutterzelle für das ursprüngliche hält. Hier wäre außerdem noch in Betracht zu ziehen, daß die phylogenetisch älteren Araliaceae nur eine einzige (ganz ausnahmsweise zwei) Archesporzellen besitzen.

Bei mehreren Gattungen der Cruciferae wurde durch die Arbeiten von VANDENDRIES (1909, 1912) und SCHWARZENBACH (1922) ein mehrzelliges Archespor festgestellt. VANDENDRIES teilt in seiner ersten Arbeit die von ihm untersuchten Arten in vier Gruppen: 1. *Cardamine pratensis*, *Sisymbrium taraxacifolium* ist durch 5—6 Archesporzellen charakterisiert, die mehrfache Tetraden liefern, die verdrängten Tetraden werden langsam desorganisiert und die den Embryosack liefernde Zelle wird langsam differenziert; 2. *Cardamine amara* mit mehreren Archesporzellen, von welchen mehrere Tetraden gebildet werden; die verdrängten Tetraden werden rasch desorganisiert und die Embryosackzelle rasch differenziert; 3. *Sisymbrium officinale*, *thalianum*, *Cardamine hirsuta*, *silvatica* und *Capsella bursa pastoris* besitzen 1—6 Archesporzellen, von denen aber nur eine eine Tetrade bildet; 4. *Cardamine impatiens*, *Barbarea vulgaris*, *Thlaspi arvense* und *Draba verna* haben eine Archesporzelle. VANDENDRIES nimmt an, daß die erste Gruppe das ursprüngliche Verhalten vorstellt, von welchem die übrigen abzuleiten

sind. In seiner zweiten Arbeit findet er innerhalb der Gattung *Cardamine* folgende Stufen: 1. *C. pratensis* und *amara* haben ein Archespor, das mehrere Tetraden liefert; 2. *C. hirsuta* und *silvatica* bilden höchstens drei Archesporzellen, bisweilen ist aber die Zahl bis auf eins vermindert; 3. *C. impatiens* hat eine Archesporzelle. Durch SCHWARZENBACH hat nun unsere Kenntnis der Gattung *Cardamine* eine interessante Ergänzung erfahren, indem dieser bei *C. bulbifera*, *pentaphylla*, *polyphylla* und *pinnata* die verhältnismäßig große Zahl von 6—12 Archesporzellen feststellte. VANDENDRIES hätte diese Arten, die sämtlich der Untergattung *Dentaria* angehören, sicher an die Spitze seiner Stufenfolge gestellt; denn er nimmt den Entwicklungsgang im Sinne einer Reduktion der Zahl der Archesporzellen und einer fortschreitenden Sterilisation an. Diese Auffassung ist indessen kaum zwingend. In der ganzen Verwandtschaft der Familie ist bis jetzt kein mehrzelliges Archespor beobachtet. Ferner nähert sich der Bau des Ovulums der Cruciferae dem tenuinuzellaten Typus, was insbesondere darin zum Ausdruck kommt, daß die Epidermis des Nuzellus aufgelöst ist, wenn der Embryosack vollkommen entwickelt ist. Mit der Reduktion des Nuzellus hängt der Verlust der Deckzellenbildung zusammen. Ein solcher Bau des Ovulums ist für eine in hohem Maße abgeleitete Familie charakteristisch und dies ist wohl auch die Stellung, welche man den Cruciferae innerhalb der Rhoeadales zuweisen muß. Die Mehrzelligkeit des Archesporis ist daher hier in gleicher Weise zu beurteilen, wie bei den erwähnten Vertretern der Compositae und Umbelliferae.

Bezüglich der Rubiaceae, wo ein mehrzelliges Archespor das gewöhnliche Verhalten vorstellt, gelangt man wohl auch aus denselben Gründen, die früher vorgebracht wurden, zu derselben Auffassung und diese Ansicht vertritt auch LLOYD (1902).

Dieser Autor ist allerdings geneigt, die Ansicht, die sich ihm bei der Untersuchung der Rubiaceae aufgedrängt hat, zu verallgemeinern: „The appearance of a pluricellular archespor may by no means be considered as primitive. It has been shown by several workers to occur in widely separated families, and with certainty may be said to have no phylogenetic significance“. Entscheidende Gründe zugunsten dieser Verallgemeinerung können indes kaum angeführt werden. Im Gegenteil scheint es wahrscheinlich, daß unter der Bezeichnung „mehrzelliges Archespor“ verschiedenartiges zusammengefaßt wird. Die Verhältnisse bei *Casuarina* und *Corylus* (vgl. Abb. 8 und 9) scheinen doch sehr wesentlich von denen bei *Aster Pattersoni*, *Cardamine* u. a. verschieden zu sein (vgl. Abb. 8, Fig. 7). Bei den ersteren ein tief im Innern des Nuzellus gelegener sporogener Zellkomplex, von einer mächtigen Schichte von Deckzellen umhüllt, bei letzteren fehlen die Deckzellen. In den ersteren Fällen kann ganz gut ein ursprünglich primitives Verhalten, in den letzteren eine Neubildung vorliegen, die allenfalls durch trophische Verhältnisse im Sinne von JACOBSSON-STILASNY bedingt ist. Entsprechend dieser Ansicht erscheint es notwendig, in jedem einzelnen Falle eines „mehrzelligen Archesporis“ zu prüfen, ob das eine oder andere Verhalten vorliegt. Im einzelnen auf diese Fälle hier einzugehen würde zu weit führen.

Wenn hier betont worden ist, daß der Mangel der Deckzellen auf die sekundäre Natur des mehrzelligen Archesporis hindeutet, soll damit

nicht gesagt sein, daß alle mehrzelligen Archespore, welche unter einem Deckzellenkomplex auftreten, unbedingt primitiv sein müssen. Es ist auch in diesem Falle die Frage einer Erörterung wert, ob nicht die Vermehrung des Archespors als eine Weiterbildung eines einzelligen aufzufassen ist. Diese Überlegung stellt z. B. CHIARUGI (1925) bei den von ihm untersuchten Cistaceae an, wo bei der Gattung *Helianthemum* ein mehrzelliges, bei der nach der Ansicht der Systematiker primitiveren Gattung *Cistus* ein einzelliges Archespor auftritt. CHIARUGI (1925, S. 46) hat in Zusammenhang damit auf einen anderen Gesichtspunkt für das Verständnis des mehrzelligen Archespors bei den Cistaceae aufmerksam gemacht. Er fand nämlich, daß diejenigen Arten, welche ein mehrzelliges Archespor besitzen, durch eine bedeutendere Größe ihres Gametophyten ausgezeichnet sind. Den Zusammenhang denkt er sich so, daß die Mehrzahl der Archesporzellen wegen der größeren Menge der von ihnen ausgeschiedenen Enzyme in viel ausgiebiger Weise bei der Auflösung der zu verdrängenden Elemente des Nuzellus wirksam sei und auf diese Weise einen größeren Raum für den fertigen Embryosack schaffe als ein einzelliges Archespor. „In tal modo il gametofito originatosi da un archesporio pluricellulare ha un notevole vantaggio rispetto al gametofito originatosi da un archesporio unicellulare il quale deve invece con i soli suoi enzimi provvedere al suo spazio e al suo nutrimento“. Eine ähnliche hypothetische „Erklärung“ hat übrigens schon früher LLOYD (1902) für das mehrzellige Archespor der Rubiaceae versucht.

3. Bildung und Auslese der Makrosporen

Die Kerne der Makrosporenmutterzellen oder Embryosackmutterzellen, wie sie auch genannt werden, machen die beiden Teilungsschritte durch, welche die Voraussetzung für die Entstehung einer neuen haploiden Generation bilden. Eine Besprechung der Vorgänge, die sich in den Kernen der Makrosporenmutterzellen dabei vollziehen, kann hier entfallen mit Rücksicht auf die ausführliche Darstellung, die G. TISCHLER den Reduktionsteilungen und damit zusammenhängenden Fragen in dem Bande Allgemeine Pflanzenkaryologie dieses Handbuches eingeräumt hat. Hier mögen nur einige Arbeiten genannt werden, welche für den Nachweis der Reduktionsteilung in der Entwicklung der Makrosporen grundlegend geworden sind, nämlich STRASBURGER (1888, 1894 a, 1894 b), GUIGNARD (1884, 1889), E. OVERTON (1893 a, 1893 b); es sei ferner auf die geschichtliche Darstellung in STRASBURGER (1907) verwiesen.

Die beiden Kernteilungsschritte, welche die Embryosackmutterzelle zunächst durchmacht, sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle von Zellteilungen begleitet und zwar erfolgen diese — um den bei der Mikrosporenbildung verwendeten Ausdruck zu gebrauchen — nach dem sukzedanen Typus. Die Wände, welche die in der Regel in der Zahl vier auftretenden Zellen trennen, scheinen vielfach gegenüber den gewöhnlichen Zellwänden eine gewisse Verschiedenheit aufzuweisen. Namentlich in denjenigen Arbeiten, die vor der Einführung der modernen Technik ausgeführt wurden, wird angeführt, daß die drei Wände, die die vier Makrosporen trennen, durch stärkeres Quellungsvermögen aus-

gezeichnet sind, ein Umstand, der von einigen älteren Autoren geradezu als methodisches Hilfsmittel benutzt wurde, um die Zellteilungen, die der Bildung des Embryosackes vorausgehen, richtig zu homologisieren. Diejenigen Fälle, wo die Wandbildung nach der homöotypischen oder außerdem auch nach der heterotypischen Teilung unterbleibt, werden später besprochen werden; ebenso sehen wir von den vereinzelt, einer Bestätigung bedürftigen Angaben ab, welche von einer simultanen Wandbildung zwischen den vier Tochterkernen der Makrosporenmutterzelle berichten¹⁾.

Bei der ersten — der heterotypischen — Teilung entsteht fast immer eine zur Achse des Nuzellus parallele Spindel und die mit Hilfe einer Zellplatte zwischen den beiden Tochterkernen gebildete Wand steht daher senkrecht zu ihr. Nicht so konstant ist dagegen die Lage der beiden homöotypischen Spindeln. Die Spindel in der unteren (chalazalen) Tochterzelle steht ebenfalls meist parallel zur Längsrichtung und die Wand, die hernach entsteht, daher senkrecht dazu. In der oberen (mikropylaren) Tochterzelle ist dagegen die Lage der Spindel und der Wand ziemlich variabel. Ist die Spindel ebenfalls längsgestellt, entstehen linear geordnete Tetraden; steht sie quer, so entstehen sogenannte T-förmig angeordnete Tetraden, von denen dann die beiden mikropylaren nebeneinander, die beiden chalazalen übereinander liegen. Ein Beispiel für die letztere Anordnung bildet Abb. 10, Fig. 1 und 2. Sie zeigt zugleich, daß die heterotypische Teilung die Ausbildung zweier ungleichgroßer Tochterzellen zur Folge hatte. In der größeren unteren Zelle ist die Spindel längsgestellt, in der kleineren oberen annähernd quer (Fig. 1). Demgemäß sind auch die beiden unteren Makrosporen durch eine quere, die oberen durch eine annähernd längsgerichtete Wand geteilt. Die T-förmige Anordnung der Makrosporen ist sehr weit verbreitet, wie folgende, keine Vollständigkeit anstrebende Liste zeigt:

Urtica dioica (STRASBURGER 1910 a), *Cynomorium coccineum* (JUEL 1903 b), *Allionia nictaginea* (A. FISCHER 1880), *Brasenia purpurea*, *Cabomba Caroliniana* (NITZSCHE 1914), *Drimys Winteri* (STRASBURGER 1905 a), *Asimina triloba* (HERMS 1907), *Jeffersonia diphylla* (ANDREWS 1895), *Adonis autumnalis* (SOUÈGES 1912), *Ranunculus abortivus* (MOTTIER 1895), *Myosurus minimus* (MANN 1893), *Sarracenia purpurea* (SHREVE 1906), *Garcinia Treubii* (TREUB 1911), *Moringa oleifera* (RUTGERS 1923), *Saxifraga granulata* (JUEL 1907), *Neurada procumbens* (MURBECK 1916; vgl. Abb. 10, Fig. 1 und 2), *Hydrostachys* sp. (PALM 1915), verschiedene Cistaceae (CHIARUGI 1925), verschiedene Malvaceae und Tiliaceae (STENAR 1925 b), *Daphne* sp. sp. (STRASBURGER 1909 a), *Cortusa Matthioli* (DAHLGREN 1916), *Cynoglossum officinale* (SVENSSON 1925)²⁾, *Erythraea centaurium*, *Gentiana campestris*, *Villarsia reniformis* (STOLT 1921), *Asclepias Douglasi* (DOP 1903 b), *Diospyros Kaki* (YASUI 1915), *D. virginiana* (HAGUE 1911), *Valeriana* (ASPLUND 1920), *Sonchus arvensis* (DAHLGREN 1920)³⁾, *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913), *Potamogeton natans*

¹⁾ Eine solche — vielleicht nur auf einem Schreibfehler beruhende — zweifelhafte Angabe z. B. bei K. HEUSSER (1915) über *Himantoglossum hircinum*: „Zwischen den Tetradenkernen werden die Membranen simultan angelegt, die Wandbildung kann aber auch unterbleiben.“

²⁾ Bei dieser Art nur vereinzelt beobachtet.

³⁾ Ein seltener Fall bei Compositae.

(HOLFERTY 1901), *Triglochin maritimum* (SCHNARF 1924), *Ruppia maritima* (MURBECK 1902b, GRAVES 1908), *Tricyrtis hirta* (GUIGNARD 1882a), *Gasteria* (STIFFLER 1925), *Yucca filamentosa* (H. S. REED 1903), verschiedene Amaryllidaceae (STENAR 1925 b), *Burmannia Championii* (ERNST und BERNARD 1912), *Schizocapsa plantaginea* (HÅKANSSON 1921), *Heteranthera* (COKER 1907), *Typha latifolia* (DAHLGREN 1918), *Platanthera bifolia* (AFZELIUS 1922).

Die Anführung dieser Fälle hat übrigens nicht den Sinn, daß bei ihnen T-förmige Anordnung konstant vorkommt, sondern nur den, daß sie bei ihnen mehr oder weniger oft beobachtet ist. MURBECK (1902b) bringt nun diese Tetradenstellung mit den Raumverhältnissen in Zusammenhang und diese Ansicht hat viel für sich; denn bei zahlreichen der angeführten Fälle läßt sich beobachten, daß die untere Dyadenzelle deutlich größer und vor allem höher ist als die obere. NITZSCHKE (1914) hat die Ansicht geäußert, daß die Teilung der Embryosackmutterzelle in T-Form „ein systematisches Merkmal von Bedeutung zu sein scheint“ und hat dieses Merkmal zur weiteren Begründung einer näheren Verwandtschaft zwischen Helobiae und Nymphaeaceae benützt. In der Tat ist es in diesen Gruppen auffallend häufig gefunden worden. Doch wird man seine Bedeutung nicht so hoch einschätzen, wenn man sein sonstiges häufiges Vorkommen berücksichtigt. JACOBSSON-STIASNY (1918) ist es ferner aufgefallen, daß innerhalb der Monochlamydeen T-förmige Stellung außerordentlich selten beobachtet ist, doch ist gerade in dieser Angiospermenabteilung die Zahl der Beobachtungen gering.

Lineare und T-förmige Stellung sind wohl die häufigsten, doch nicht die einzigen Fälle der Tetradenanordnung. JACOBSSON-STIASNY (1918), die an großem Material von *Aristolochia Clematidis* genauere Beobachtungen diesbezüglich gemacht hat, fand 1. lineare Stellung, 2. T-förmige Stellung, 3. eine Stellung, die hier als quadratische bezeichnet werden möge, d. h. zwei übereinanderliegende Paare nebeneinanderliegender Makrosporen, durch parallele Lage der beiden quergestellten homöotypischen Spindeln entstanden. Diese dreierlei Lagen traten im Verhältnis 1 : 2,5 : 2,5 auf. Die quadratische Stellung ist hier deshalb so bemerkenswert, weil sie ebenso häufig wie die T-förmige auftritt, während sie sonst außerordentlich selten zu sein scheint. Sie findet sich z. B. u. a. bei *Pittosporum Timorense* (BREMER 1916), wo die Tetraden oft ganz unregelmäßig angeordnet sind. Die quadratische Stellung tritt im übrigen vor allem in solchen Fällen auf, wo mehrere Makrosporen die Tendenz haben, sich weiter zu entwickeln, ein Punkt, der später noch besprochen werden soll.

Bei *Drimiopsis maculata* liegen nach BARANOW (1926) die homöotypischen Spindeln in den Dyadenzellen rechtwinklig zueinander und zwar liegt ebensooft die obere in der Längsrichtung als die untere; es entsteht also eine T-förmige oder eine verkehrt-T-förmige Tetradenstellung. Bei letzterer liegen übrigens die beiden unteren Makrosporen nicht genau nebeneinander, sondern eine etwas tiefer als die andere.

Eine denkbar mögliche Anordnung der Makrosporen ist ferner noch diejenige, welche dadurch zustande kommt, daß beide homöotypischen Spindeln quergestellt, aber so angeordnet sind, daß sie kreuzweise übereinander liegen. Auf diese Weise entsteht die tetraëdrische Stellung, die ebenfalls gelegentlich vorkommt; so ist sie als Ausnahmefall bei

Aster Novae Angliae (CARANO 1921, S. 109, Tafel IV, Fig. 15), ganz vereinzelt bei *Najas flexilis* (CAMPBELL 1897), bei *Garcinia* (TREUB 1911) und bei Araliaceae (DUCAMP 1902) u. a. gesehen worden. Immer handelt es sich da um Ausnahmefälle, wogegen tetraëdrische Anordnung

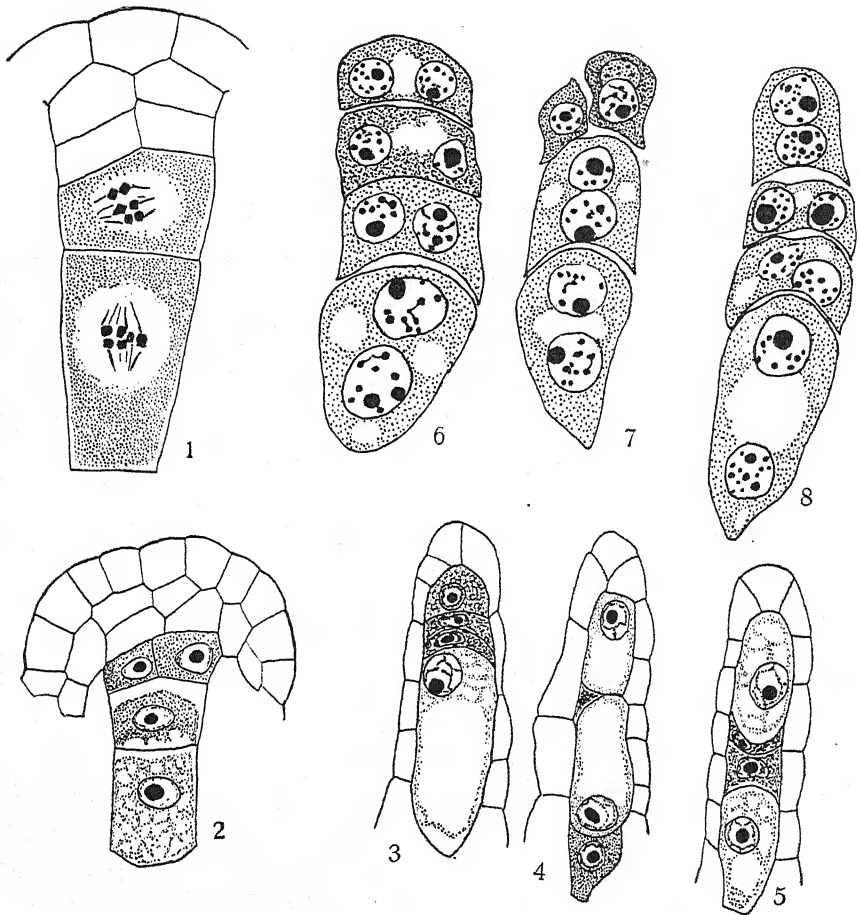


Abb. 10. Tetradenbildung und Auslese der Makrosporen. Fig. 1, 2. Homöotypische Teilung und T-förmige Stellung der Makrosporen bei *Neurada procumbens*. — Fig. 3—5. *Culcitium reflexum*; variierende Auslese der fungierenden Makrospore; Fig. 3, die chalazale wird zum Embryosack; Fig. 4, die erste und dritte Makrospore gefördert, die anderen degenerierend; Fig. 5, die mikropylare und die chalazale gefördert. — Fig. 6—8. *Gloriosa virescens*, Weiterentwicklung aller (Fig. 6 und 8) oder der beiden unteren Makrosporen (Fig. 7); stets ist jedoch die chalazale am meisten gefördert. — Fig. 1 und 2 nach MURBECK, Fig. 3—5 nach AFZELIUS. Vergr.: Fig. 1 1044 fach, Fig. 2 870 fach, Fig. 3—5 853 fach, Fig. 6—8 362 fach.

der Makrosporenkerne in solchen Embryosackmutterzellen, wo die Wandbildung unterbleibt, eine häufigere und z. T. wenigstens eine regelmäßige Erscheinung ist. Hier mag übrigens noch hervorgehoben werden, daß die Bezeichnungen lineare, T-förmige, verkehrt-T-förmige, quadratische

und tetraëdrische Stellung immer Idealbegriffe sind, die nur annähernd verwirklicht sind. Von einer geometrisch-genauen Stellung der Spindeln und der entsprechenden Lage der Wände ist nirgends die Rede. Fast immer ist z. B. bei der T-förmigen Anordnung die Wand in der oberen Dyade mehr oder weniger schräg. Die Stellung der homöotypischen Spindeln hängt vor allem von den Raumverhältnissen ab und die Zellteilungen der Makrosporenmutterzellen vollziehen sich im Gegensatz zu denen der Mikrosporenmutterzellen in festem Gewebsverbande, Einflüsse, die zur Genüge die Abweichungen von etwa entwicklungsmechanisch bedingten Eigengesetzen erklären.

Vereinzelt wird in der Literatur eine ganz abweichende Stellung der vier Makrosporenzellen beschrieben, die sich kaum in eine der besprochenen Typen einreihen läßt. SUESSENGUTH (1919) fand bei *Dioscorea sinuata* unter anderem folgende Stellung: oben und unten je eine einzelne und dazwischen zwei nebeneinander liegende Makrosporen. Dasselbe ist von AFZELIUS (1924) bei *Senecio abrotanifolius* vereinzelt beobachtet worden. Möglicherweise kommt diese Anordnung dadurch zustande, daß die zuerst angelegte Wand in schräger Richtung verläuft.

Hinsichtlich der zeitlichen Entstehung der aus einer Embryosackmutterzelle hervorgehenden Tetradenzellen können wir zwei Hauptfälle unterscheiden. Die Zellteilung geht in beiden Dyadenzellen gleichzeitig vor sich oder eine derselben zeigt einen deutlichen Vorsprung. Das erstere dürfte die Regel sein, das letztere ist z. B. beobachtet bei: *Delphinium tricornis* (MOTTIER 1895), *Batrachium longirostris* (RIDDLE 1905c), *Hydrostachys* sp. (PALM 1915), *Cistus salviaefolius*, *Tuberaria guttata* (CHIARUGI 1925), *Gentiana acaulis*, *Menyanthes trifoliata* (STOLT 1921), *Houstonia coerulea* (LLOYD 1902), *Citrullus citrullus* (KIRKWOOD 1905, Fig. 118), *Trillium recurvatum* (COULTER und CHAMBERLAIN 1903, Fig. 28 C), *Eucharis amazonica* (STENAR 1925 b), *Habenaria ciliaris*, *H. integra* (W. H. BROWN 1909), *Zea mays* (WEATHERWAX 1919) usw.

In diesen Fällen ist es die obere (mikropylare) Dyade, welche die mehr oder weniger große Verspätung zeigt. Bei *Godetia* sp. fand dagegen TÄCKHOLM (1915), daß oft in der unteren Dyade die homöotypische Teilung verzögert verläuft. Diese Erscheinung verdient deshalb Beachtung, weil bei den Oenotheraceae die mikropylare Tetrade zum Embryosack wird. Ein Vorseilen der oberen Dyade wurde auch bei *Viola* von BLISS (1912) beobachtet, ohne daß der letztgenannte Zusammenhang bestünde.

Immerhin läßt sich aus den angeführten Beispielen der Schluß ziehen, daß die Verzögerung in der Teilung der oberen Dyade, die vorherrscht, als eine Erscheinung aufzufassen ist, in welcher bereits die Begünstigung der untersten, d. i. der chalazalen Makrospore, die gewöhnlich zum Embryosack wird, vorbereitet wird. Man kann noch eine andere Erscheinung, die schon früher bei einer Gelegenheit erwähnt wurde, unter diesem Gesichtspunkt betrachten, nämlich die, daß die Wand, die nach der heterotypischen Teilung gebildet wird, die Embryosackmutterzelle in zwei deutlich verschieden große Zellen zerlegt, in eine obere kleinere und eine untere größere. Als Beispiele seien genannt: *Adonis autumnalis* (SOUÈGES 1912), *Mercurialis annua* (STRASBURGER 1909 b), *Cistus laurifolius* (CHIARUGI 1925), *Helianthemum Rhodax* (A. FISCHER 1880), *Hydrostachys* sp. (PALM 1915), *Astrantia major*

(HÅKANSSON 1923), *Valeriana officinalis* (ASPLUND 1920), *Gasteria* sp. (STIFFLER 1925), *Canna indica* (WIEGAND 1900), *Platanthera bifolia* (AFZELIUS 1922).

Zum Teil sind es Pflanzen, bei welchen wir eine annähernd T-förmige Tetradenstellung gefunden haben, und solche, bei denen eine Verzögerung der homöotypischen Teilung in der oberen Dyade beobachtet wurde. PALM (1915, S. 56) bringt nun die letztere Erscheinung mit der ungleichen Größe der beiden Dyaden in Zusammenhang, indem er annimmt, daß durch die Kleinheit der oberen Dyade „das Gleichgewicht der normalen Kernplasmarelation gestört wurde, was seinerseits die Retardation zur Folge gehabt hat. Mit derselben Wahrscheinlichkeit kann aber auch geltend gemacht werden, daß die ungleichmäßige Verteilung des Nährstoffs auf beide Tochterzellen — von denen die chalazale ja als die begünstigte betrachtet wird — die Zeit beeinflusst, die die respektiven Kerne zur Restitution des Chromatins benötigen, um sich von neuem zu teilen. Eine Kombination dieser beiden Ursachen wäre ja auch denkbar“. Wir können aber noch weiter gehen und vermuten, daß gewisse Unterschiede in der Teilung der oberen und der unteren Dyade ebenfalls auf die ungleiche Größe zurückzuführen sind, so die Schräg- oder Horizontalstellung der oberen homöotypischen Spindel, die zu der T-förmigen Makrosporenanordnung oder einer annähernd solchen führt. Hier erscheint der Zusammenhang durch die Raumverhältnisse unmittelbar erklärt. Ferner sei darauf hingewiesen, daß LONGO (1910a) bei *Impatiens balsamina* und BRENNER (1922) bei einigen *Juncus*-Arten (z. B. *J. squarrosus*) einen auffälligen Unterschied bei der Teilung der oberen und der unteren Dyade beobachtet haben. Während in dieser nach der Kernteilung eine Wandbildung folgt, wird in der oberen keine Wand gebildet. Dieselbe Erscheinung wurde gelegentlich auch von CARANO (1915b) bei *Poinsettia pulcherrima* und von SVENSSON (1925) bei *Cynoglossum officinale* gesehen. BRENNER betrachtet diese Unterdrückung der Zellteilung in der oberen Dyade als eine Erscheinung, die zeigt, daß „die mikropylaren Tetraden zur Degeneration prädestiniert“ sind.

Wenn in dem letzteren Falle nicht nur die Zellteilung, sondern auch die Kernteilung unterdrückt wird, so entstehen drei „Tetraden“ oder „Triaden“ oder eine „Reihe von drei“. Diese oder ähnliche Bezeichnungen werden in der Literatur oft angewendet, um die Beobachtung zu beschreiben, daß drei linear geordnete Zellen aus der Makrosporenmutterzelle hervorgehen. Wenn man bedenkt, daß die Vierzahl im Wesen der Reduktionsteilung begründet oder doch wenigstens auf das innigste mit ihr verbunden ist, muß man sich eigentlich wundern, daß so viele Autoren die genannte Beobachtung verzeichnet haben, ohne das Bedürfnis zu einer Aufklärung derselben zu empfinden. Ein Teil der hierher gehörigen Angaben ist sicher auf die T-förmige Anordnung der Makrosporen zurückzuführen, indem einfach eine Fehldeutung vorliegt, die durch die Deckung der beiden oberen Tetraden hervorgerufen und nicht durch Untersuchung größeren Materials korrigiert wurde. Auf diese Fehldeutung wurde bereits von MURBECK (1902b, S. 13), MALTE (1910) und STENAR (1925b, S. 27) hingewiesen. Die tatsächliche Ausbildung von nur drei Zellen aus der Embryosackmutterzelle hat aber wohl fast immer ihre Ursache in der Degeneration der oberen

Dyade¹⁾. Sicher festgestellt erscheint diese z. B. bei einer Anzahl von Orchidaceae: *Orchis pallens* (STRASBURGER 1877), *O. maculata* (VERMOESEN 1911), *Coeloglossum viride* (AFZELIUS 1916), *Listera ovata* (VERMOESEN 1911), *Gymnadenia conopsea* (WARD 1880 a, STRASBURGER 1879 a), *Herminium monorchis* (BARANOW 1925), *Ophrys myodes* (SEMINOVA 1925). Daß tatsächlich in diesen Fällen nicht die früher erwähnte Fehldeutung, sondern eine Unterdrückung der Zellteilung durch beginnende Degeneration vorliegt, erscheint wahrscheinlich, da die große Zahl der zur Beobachtung gelangenden Samenanlagen vor einer Fehldeutung bewahren dürfte. Übrigens hat BARANOW (1915) die Degeneration der oberen Dyade an *Spiranthes australis* und *Serapias pseudocordigera* genauer verfolgen können. Auch in einer Anzahl von anderen Fällen ist die Degeneration der oberen Dyade ganz klar zu sehen wie bei *Rafflesia Patma* (ERNST und SCHMID 1913), *Galanthus nivalis* (STENAR 1925 b; vgl. Abb. 11, Fig. 3—5). Von Interesse ist ferner, daß die Degeneration der oberen Dyade bisweilen auch in derselben Art vorkommt, bei der die anderen früher besprochenen Hemmungserscheinungen in der oberen Dyade auftreten. Nach ERNST und BERNARD (1912 a) teilt sich bei *Burmannia Championii* entweder die obere Dyade durch eine schräg- oder längsgestellte Wand oder sie degeneriert früher. Bei *Eucharis amazonica* geht die homöotypische Teilung in der oberen Dyade verlangsamt vor sich oder es kommt durch Degeneration in dieser überhaupt keine Teilung zustande und ähnlich schwankendes Verhalten stellt SOUÈGES (1912) bei *Adonis autumnalis* fest. Derartige Fälle sind ganz besonders geeignet, um zu zeigen, daß ungleiche Größe der Dyadenzellen, T-förmige Anordnung der Tetraden, verzögerte Teilung in der oberen Dyade, Unterbleiben der Zellteilung nach dieser Teilung, Einstellung der Weiterentwicklung durch Degeneration der oberen Dyade in der Hauptsache auf die gleiche Ursache zurückzuführen sind: auf eine durch bessere Ernährung bedingte Förderung des chalazalen Teiles der Embryosackmutterzelle oder deren Tochterzellen. Hier soll noch eine gewiß nicht vollständige Liste von solchen oben nicht angeführten Pflanzen angeschlossen werden, bei welchen in der Literatur „drei Tetraden“ angegeben wurden. Überwiegend dürfte es sich dabei um Fälle handeln, wo Degeneration der oberen Dyade die Ausbildung der normalen vier Tetraden verhindert hat.

Urtica cannabina, *Dorstenia turnerifolia* (MODILEWSKI 1908 a), *Humulus lupulus* (ZINGER 1898, WINGE 1914), *Thesium divaricatum* (GUIGNARD 1885 b), *Arceuthobium oxycedri* (T. JOHNSON 1888), *Stenocarpus sinuatus* (TASSI 1898 b), *Allionia nyctaginea* (A. FISCHER 1880), *Mesembryanthemum corymbosum*, *Ecklonia* (GUIGNARD 1882 a), *Saururus* sp. (D. S. JOHNSON 1907), *Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE 1908), *Houttuynia* sp., *Lacistema myricoides*, *Hedysmium nutans* (D. S. JOHNSON 1907), *Hedysmium arborescens* (EDWARDS 1920), *Mercurialis annua* (STRASBURGER 1909 b), *Euphorbia virgata* (MODILEWSKI 1911),

¹⁾ In seltenen Fällen erklärt sich die Dreizahl noch auf eine andere Art. Bei *Panercatum maritimum* teilt sich die Embryosackmutterzelle in die beiden Dyadenzellen. Die obere derselben teilt sich in zwei bald degenerierende Tetraden, die untere wird zum Embryosack nach dem *Scilla*-Typus. In einem bestimmten Stadium findet man daher eine Reihe von dreien, von denen die beiden oberen Tetraden, die unterste eine Dyade ist (vgl. SHADOWSKY 1925 a).

Euphorbia meloformis (MODILEWSKI 1910), *Ricinus communis* (GUIGNARD 1882a), *Silene cucubalus*, *Gypsophila saxifraga*, *Cerastium glomeratum* (PEROTTI 1913), *Melandrium rubrum* (STRASBURGER 1910b), *Mahonia indica* (GUIGNARD 1882a), *Clematis cirrhosa*, *Caltha palustris* (GUIGNARD 1882a), *Myosurus minimus* (STRASBURGER 1879a), *Ceratocephalus falcatus* (GUIGNARD 1882a), *Thalictrum dioicum*, *Ranunculus recurvatus*, *Anemonella thalictroides*, *Hepatica acutiloba* (MOTTIER 1895),

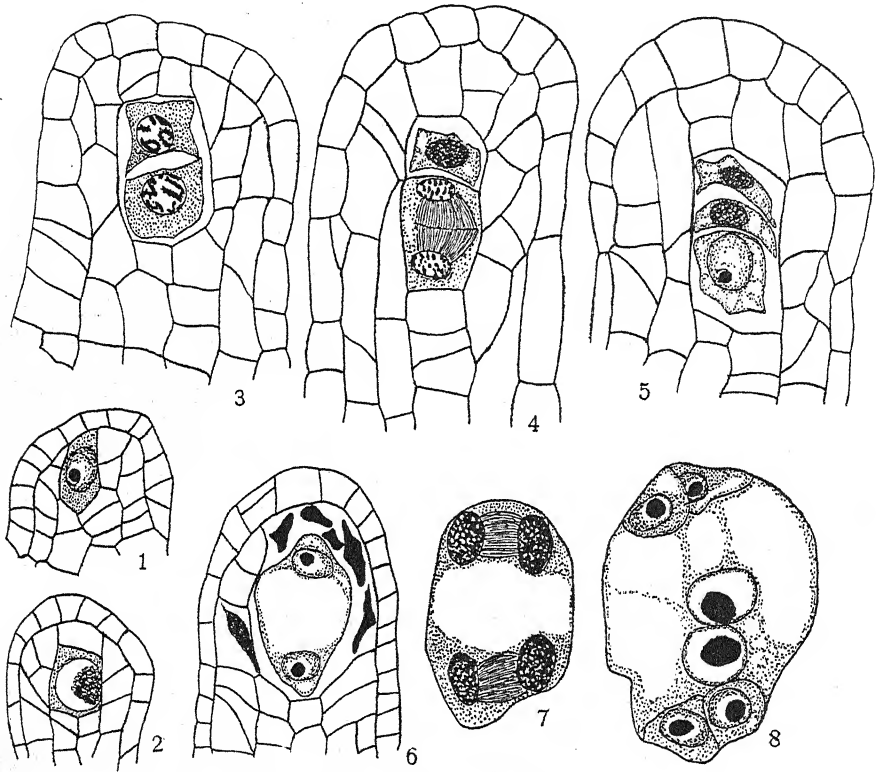


Abb. 11. Embryosackentwicklung von *Galanthus nivalis*. Fig. 1. Junger Nuzellus mit primärer Archesporozelle. — Fig. 2. Diese in Deckzelle und Embryosackmutterzelle geteilt. — Fig. 3. Nuzellus mit den beiden durch die heterotypische Teilung gebildeten Tochterzellen (Dyaden). — Fig. 4. Die untere Dyade in Teilung, die obere ungeteilt und in Degeneration. — Fig. 5. Die chalazale Makrospore entwicklungsfähig, deren Schwesterzelle und die obere Dyade degenerierend. — Fig. 6. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 7. Zweiter Teilungsschritt (Telophase) im Embryosack. — Fig. 8. Fertiger Embryosack; eine Synergide und eine Antipode liegen nicht im Schnitt. — Nach STENAR. Vergr.: Fig. 1, 2, 6 250 fach, Fig. 3, 4, 5, 8 450 fach, Fig. 7 580 fach.

Brugmansia Zippelii (ERNST und SCHMID 1913), *Saxifraga Huettii* (GUIGNARD 1882a), *Spiraea Lindleyana*, *S. filipendula*, *Fragaria vesca*, *Potentilla reptans*, *Geum urbanum* (PÉCHOUTRE 1902), *Geum strictum* (A. FISCHER 1880), *Alchemilla arvensis* (MURBECK 1901a), *Pirus malus*, *P. communis* (PÉCHOUTRE 1902, OSTERWALDER 1910), *Cydonia japonica* (A. FISCHER 1880), *C. vulgaris*, *Sorbus aucuparia*, *Crataegus azarolus*, *Armeniaca vulgaris*, *Cerasus Juliana*, *Amygdalus communis* (PÉCHOUTRE

1902), *Acacia retinodes*, *farnesiana*, *albida*, *Caesalpinia mimosoides*, *Cassia stipulacea*, *corymbosa*, *Gleditschia caspica*, *triacanthus*, *Parkinsonia aculeata*, *Cytisus laburnum*, *purpureus*, *Orobis angustifolius*, *Phaseolus multiflorus* (GUIGNARD 1881a), *Ph. vulgaris* (M. BROWN 1917), *Passiflora* sp. sp. (KRATZER 1918), *Anoda hastata* (GUIGNARD 1882a)¹⁾, *Theobroma Cacao* (KUIJPER 1914), *Carica papaya* (KRATZER 1918), *Acer rubrum* (MOTTIER 1893b, TAYLOR 1920), *Elaeagnus hortensis*, *Hippophaë rhamnoides*, *Shepherdia canadensis* (SERVATTEZ 1909), *Polygala myrtiflora* (GUIGNARD 1882a), *Vitis vinifera* (BERLESE 1892), *Aralia racemosa*, *A. spinosa*, *Fatsia japonica* (DUCAMP 1901b, 1902), *Pirola rotundifolia*, *secunda*, *uniflora* (SAMUELSSON 1913), *Monotropa hypopitys* (STRASBURGER 1878, KOCH 1882), *Vaccinium uliginosum* (SAMUELSSON 1913), *Clavija longifolia* (DAHLGREN 1916), *Oxyptalum coeruleum* (DOP 1903b), *Linnaea borealis* (GIGER 1913), *Luffa cylindrica* (KRATZER 1918), *L. acutangula* (KIRKWOOD 1905), *Trichosanthes anguina* (KRATZER 1918), *Lobelia erinus* (GUIGNARD 1882a), *Polygonatum vulgare* (MELLINK 1880), *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914), *Tradescantia virginica* (STRASBURGER 1879a).

Als Ergebnis der letzten Ausführungen können wir wohl mit Sicherheit feststellen, daß eine Reihe von drei Makrosporen einer solchen von viere im allgemeinen völlig gleichwertig ist; die Reihe von dreien kommt dadurch zustande, daß eine Dyade degeneriert und die andere sich wie gewöhnlich in zwei Zellen teilt. Von diesem Standpunkte aus erscheint die Grundeinteilung, die RUTGERS (1923) in seinem System der Embryosäcke anwendet, in einer Hinsicht falsch. RUTGERS unterscheidet nämlich vier Haupttypen, je nachdem eine Reihe von vier (Typus A), eine Reihe von drei (B), eine Reihe von zwei Makrosporen gebildet wird (C) oder schließlich die Embryosackmutterzelle selbst zum Embryosack wird (D). Was ist aber der Typus B? Wenn keine Täuschung durch die Verkennung der T-förmigen Tetradenstellung vorliegt, eine Reihe, die aus zwei haploiden Tetradenzellen und einer Dyadenzelle besteht, deren homöotypische Teilung aussteht. Die letztere ist den beiden ersteren nicht gleichwertig; es liegt auch nicht ein einziger Fall vor, der zeigen würde, daß jede dieser drei Zellen in derselben Weise zum Embryosack auswachsen könnte. Der Fall B bei RUTGERS ist einfach eine Modifikation vom Typus A und verdient die ihm von diesem Autor zuerkannte Selbständigkeit nicht.

Ebenso wie die Lage der heterotypischen Spindel häufig eine ungleiche Größe der Dyaden bedingt, wird auch vielfach beim homöotypischen Teilungsschritt die untere (chalazale) Dyade in zwei ungleiche Zellen zerlegt, in eine obere kleinere und eine untere größere. Wenn auch in der oberen Dyade dieselbe Regel eingehalten wird, so entsteht eine Reihe von vier Zellen, die gegen die Chalaza zu an Größe zunehmen. Ein wahrscheinlich oft vorkommendes Verhalten. Wahrscheinlich, denn es läßt sich oft schwer entscheiden, ob die Vergrößerung der chalazalen Makrospore durch sekundäres Wachstum zustande gekommen oder ob diese schon von vornherein größer angelegt worden ist. Diejenigen Fälle, wo ein Autor bewußt diese beiden Ursachen unterschieden hat, sind ziemlich vereinzelt. PALM (1915) stellt in dieser Hinsicht bezüglich der vier Makrosporen von *Dahlia coronata* ausdrücklich fest: „Dies (nämlich das

¹⁾ Vgl. darüber und die Malvaceae überhaupt STENAR (1925 b, S. 27).

Größerwerden der Makrosporen gegen die Chalaza zu) steht durchaus nicht in Beziehung zu einem schnell ansetzenden Wachstum dieser Makrospore (nämlich der untersten), sondern den Grund hierfür hat man in der Lage der Spindeln und in der dadurch bedingten Anordnung der Wände zu suchen.“ Andere Beispiele für Tetradenreihen, die gegen die Chalaza zu immer größere Zellen besitzen, sind: *Hydrostachys* sp. (PALM 1915), *Adonis autumnalis* (SOUÈGES 1912), *Antennaria dioica* (JUEL 1900b), *Canna indica* (WIEGAND 1900), *Epipactis pubescens* (BROWN und SHARP 1911) u. a.¹⁾. Hierher gehören ferner fast alle Pflanzen, bei welchen die Tetraden in T-Form angelegt werden.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß es eine Reihe von Erscheinungen bei der Makrosporenbildung gibt, in welchen zum Ausdruck kommt, daß vielfach schon vor Abschluß derselben die chalazale Makrospore zur Weiterentwicklung, d. i. zur Bildung des Embryosacks bestimmt ist; diese Erscheinungen sind:

1. Inäquale Zellteilung im Anschluß an die heterotypische Mitose; damit in Zusammenhang stehend:
2. Schräg- oder Querstellung der homöotypischen Spindel in der oberen Dyade und infolgedessen T-förmige Gruppierung der Makrosporen;
3. Verzögerung der homöotypischen Mitose in der oberen Dyade;
4. Gelegentliche Unterdrückung der Wandbildung in der oberen Dyade;

5. Frühzeitige Degeneration der oberen Dyade;
6. Inäquale Teilung der unteren Dyade zugunsten der chalazalen Makrospore.

Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung bildet der Umstand, daß bei allen Angiospermen, wo konstant eine andere als die unterste Makrospore den Embryosack liefert, diese Erscheinungen nicht auftreten, ferner ebenso dort nicht, wo bald die eine, bald die andere Makrospore zum Embryosack wird, wo also sozusagen eine freie Konkurrenz bei der Auslese der zum Embryosack werdenden Makrospore besteht.

Eine Familie, in welcher die oberste Zelle der linearen Tetrade zum Embryosack wird und Abweichungen von dieser Regel nicht häufiger sind als in irgend einer Gruppe, wo die Auslese der chalazalen Makrospore fixiert erscheint, ist die der Oenotheraceae und zwar wird bei folgenden Arten in der Literatur ausdrücklich festgestellt, daß die mikropylare Makrospore zum Embryosack auswächst.

Fuchsia sp. (WERNER 1915)

Lopezia coronata (TÄCKHOLM 1914)

Epilobium hirsutum (TÄCKHOLM 1915, MICHAËLIS 1925), *angustifolium*, *Dodonaei* (MODILEWSKI 1909a, MICHAËLIS 1925), *Fleischeri*, *luteum*, *trigonum* (MICHAËLIS 1925), *roseum* (MICHAËLIS 1925, SCHWEMMLE 1924), *parviflorum* (SCHWEMMLE 1924), *hirsutum* × *montanum* (HÅKANSSON 1924)

Boisduvalia densiflora (TÄCKHOLM 1915)

Godetia sp., *Gloriosa* (TÄCKHOLM 1915)

¹⁾ Bei *Hydrolea spinosa* ist die mikropylare Tetradenzelle stets um vieles länger als die übrigen, was damit zusammenhängt, daß die Embryosackmutterzelle in eine lange schmale Spitze ausgezogen ist; stets wird bei dieser Pflanze die unterste Makrospore zum Embryosack (SVENSSON 1925).

Jussieu cfr. *villosa*, *suffruticosa* (TÄCKHOLM 1915)
Circaea lutetiana (MODILEWSKI 1909a, WERNER 1915)
Clarkia pulchella, *elegans* (TÄCKHOLM 1915)
Oenothera biennis (MODILEWSKI 1909a), *Lamarckiana* (GEERTS 1909,
 WERNER 1915), *rhizocarpa*, *coccinea* (WERNER 1915), *rubri-*
nervis (O'NEAL 1923), *nutans*, *peregrina* und *nutans* ×
peregrina (ISHIKAWA 1918), *Hookeri* (RENNER 1921).

Es ist also bei 26 Arten, die 9 verschiedenen Gattungen angehören, die Entstehung des Embryosackes aus der mikropylaren Makrospore beobachtet worden. Diese Regel erfährt nur ganz gelegentlich einmal eine Ausnahme. Solche Ausnahmen sind beobachtet bei *Jussieu villosa* und *suffruticosa* (TÄCKHOLM 1915), *Oenothera biennis* (O'NEAL 1923), ferner die Angabe von DAVIS (1910), daß bei der letztgenannten Art die unterste öfter den Embryosack bilden soll als die oberste. Es ist von Interesse, daß bei den Oenotheraceae niemals die mikropylare Dyade durch eine vertikale oder schräge Wand geteilt wird, daß aber eine entsprechende Teilung der untersten Makrospore beobachtet wurde, also eine verkehrt-T-förmige Tetradenstellung zustande kommen kann, und zwar ist dies bei *Epilobium parviflorum* × *roseum* gesehen worden (SCHWEMMLE 1924). Ferner hat TÄCKHOLM (1914) bei *Godetia* sp. eine verzögerte homöotypische Mitose in der chalazalen Dyade gesehen, also genau das Gegenstück zu der häufigen Verzögerung in der oberen Dyade bei der normalen Auslese der chalazalen Makrospore. Wie ausgeprägt bei den Oenotheraceae die Tendenz ist, die oberste Tetrade zum Embryosack zu entwickeln, zeigt ferner folgende Beobachtung TÄCKHOLMS (1915). Dieser fand bei *Godetia „Gloriosa“* hort. mehrere (bis fünf) Embryosackmutterzellen. Die am tiefsten (chalazal) gelegene zeigte stets einen Vorsprung in der Entwicklung, der wahrscheinlich auf die bessere Ernährung zurückzuführen ist. Von den Tetradenzellen war aber immer die oberste gefördert. „Dieses Merkmal, von dessen physiologischer Bedeutung sich noch nichts sagen läßt, ist somit bei manchen Onagraceen, und zwar den meisten untersucht, so fest fixiert, daß weder der von der Chalaza aufsteigende Nahrungsstrom, noch die jedesmaligen Einflüsse eines umgebenden Archesporkomplexes etwas daran ändern können“. In dieselbe Richtung weist schließlich ein interessanter Befund RENNERS (1921) an *Oenothera muricata*. Bei dieser Pflanze wird in den fertilen Samenanlagen — ein Teil der Samenanlagen ist nämlich steril — ebensooft die oberste als die unterste Tetrade zum Embryosack. Im letzteren Falle verdrängt entweder diese ihre drei Schwesterzellen oder — und dieses Verhalten ist hier von besonderem Interesse — die oberste leistet gegen die Verdrängung und Zerdrückung Widerstand und die unterste wächst dann seitlich heraus an der obersten vorbei, so daß eine Zeitlang die bei den Oenotheraceae im allgemeinen begünstigte oberste und die bei *muricata* in gewissen Fällen ebenfalls begünstigte unterste in Konkurrenzkampf stehen. Nach den Anschauungen RENNERS hängt dieses Verhalten damit zusammen, daß *Oe. muricata* heterozygot ist und durch die Reduktionsteilung zweierlei genotypisch verschiedene Makrosporen erzeugt. Der eine Makrosporen-Genotypus — „ringens“ — ist mit einer ganz besonderen Lebensfähigkeit begabt und liefert den Embryosack nicht nur dann, wenn er in die obere Dyade bzw. deren Tochterzellen zu liegen kommt, sondern auch dann, wenn er in die

unteren Makrosporen gelangt. Und im letzteren Falle kommt es vor, daß die oberste Makrospore nicht nachgibt und eine Zeitlang persistiert, wie es in der Familie die Regel ist. Dann treten altes Familienerbe und jüngst erworbene neue Erbanlage in schärfste Konkurrenz. Vielleicht finden die erwähnten Befunde von DAVIS (1910) an *Oenothera biennis*-Material eine ähnliche Erklärung. Jedenfalls gewinnen wir durch diejenigen Fälle, die von der in der Familie vorherrschenden Auslese der mikropylaren Makrospore abweichen, den Eindruck, daß die Ausnahmen im vollen Sinne des Wortes die Regel bestätigen.

Auch bezüglich anderer Pflanzen wird in der Literatur angegeben, daß sich bei ihnen stets oder vorwiegend die mikropylare Makrospore zum Embryosack entwickle, so bei *Coffea* (v. FABER 1912), *Dieffenbachia daraguiniana* (GOW 1908), *Cytinus hypocistis* (BERNARD 1903), *Trapella* (OLIVER 1888), *Byblis* (LANG 1903)¹⁾, Loasaceae (KRATZER 1918; ob alle untersuchten?) und schließlich ist hier die alte Angabe STRASBURGERS (1878) anzuführen, daß bei *Rosa livida* die oberste Makrospore zum Embryosack werde. Daß diese Angabe über *Rosa* richtig ist, erscheint durch die interessanten Angaben TÄCKHOLMS (1923) vollkommen bestätigt. Denn innerhalb der Gruppe der Caninae geht der Embryosack aus der obersten Makrospore hervor. Es ist von Interesse, daß diese Bevorzugung des mikropylaren Poles der linearen Tetradenreihe auch bei der Verteilung der Chromosomen zum Ausdruck kommt. Die Caninae haben, wie TÄCKHOLM nachgewiesen hat, einen „hybriden“ Chromosomenbestand, der aus gepaarten und Einzelchromosomen besteht, die beide in einem Vielfachen der Grundzahl 7 auftreten. Während die gepaarten Chromosomen in der heterotypischen Anaphase gleichmäßig an die Spindelpole verteilt werden, wandern — von ganz vereinzelter Ausnahmen abgesehen — die Einzelchromosomen sämtlich zum mikropylaren Pol. Die „exzentrische“ Verteilung der Einzelchromosomen hat zur Folge, daß die beiden mikropylaren Tetradenkerne einen größeren Chromosomenbestand haben und wesentlich größer sind als die beiden chalazalen (vgl. im übrigen die ausführliche Darstellung der Verhältnisse bei der Gattung *Rosa* im Abschnitte: Apomixis). Diese exzentrische Verteilung der Chromosomen zugunsten des mikropylaren Poles ist eine außerordentlich seltene Erscheinung und steht sicher mit der Tendenz, die mikropylare Makrospore zum Embryosack zu bestimmen, in engstem Zusammenhang. TÄCKHOLM hat einen einzigen Parallellfall in der Literatur auffinden können, nämlich einen Befund VAN OVEREEMS (1920), daß bei der triploiden *Oenothera semigigas* die ungepaarten Chromosomen in einigen Fällen sämtlich dem einen Pol zugeführt werden dürften. Es ist von Interesse und bestätigt unsere Ausführungen, daß dieser Parallellfall auch in einer Gattung zur Beobachtung gelangte, in der die Förderung der mikropylaren Makrospore in hohem Maße fixiert ist.

Die Angabe, daß immer die zweitunterste Makrospore zum Embryosacke wird, ist sehr selten. Dies soll nach NITZSCHKE (1914) bei *Limnocharis emarginata* vorkommen. In dieser Angabe fällt auf, daß bei dieser Pflanze T-förmige Gruppierung der Makrosporen vorkommt,

¹⁾ Manche Angaben dieser Art haben sich als unrichtig erwiesen oder doch heftigen Widerspruch erfahren, so diejenigen über *Senecio vulgaris* (WINGE 1914a; vgl. dagegen CARANO 1921, AFZELIUS 1924), *Solidago serotina* (PALM 1914a, CARANO 1921), *Thea chinensis* (CAVARA 1899, COHEN-STUART 1918).

was doch sonst für solche Formen typisch ist, welche die unterste zum Embryosack ausbilden. Ferner wären hier noch zu nennen: *Cassia tomentosa* (SAXTON 1907), *Aralia racemosa* (DUCAMP 1902), *Pittosporum ramiflorum* (BREMER 1916). Die Angabe FURLANIS (1904), daß bei *Colchicum autumnale* die dritte Makrospore (von oben gezählt) zum Embryosack wird, wurde durch die neuere Untersuchung von HEIMANN-WINAWER (1919) nicht bestätigt; die gleichartige Angabe über *Ophrys apifera* und *Botteroni* (CHODAT 1913) hat den nicht unbegründeten Widerspruch PALMS (1915, S. 111) erfahren.

Wir kommen jetzt zu denjenigen Fällen, wo eine auffallende Variabilität hinsichtlich der Auslese der zum Embryosack bestimmten Makrospore herrscht. Die folgende Besprechung der in Betracht kommenden Familien soll ein Bild von der Verbreitung der variablen Auslese geben und der Kürze wegen sollen die in einer Reihe liegenden Makrosporen von der Mikropyle gegen die Chalaza zu mit A, B, C, D oder mit a, b, c, d bezeichnet werden, wobei die großen Buchstaben diejenigen Makrosporen bedeuten, die Entwicklungsfähigkeit annehmen lassen, während die kleinen die degenerierenden kennzeichnen. Diese Bezeichnungsweise läßt natürlich dort im Stich, wo keine lineare Anordnung herrscht, ein übrigens seltenes Verhalten.

Casuarinaceae. Aus den Angaben TREUBS (1891) geht hervor, daß bei *Casuarina* eine zur Embryosackentwicklung prädestinierte Makrospore nicht vorhanden ist. „Usually one of each group of four starts, but sometimes more. Many get no further than an enlarged nucleus, while others reach various stages of development, up to apparently sacs.“ (FRYE 1903, S. 105). Siehe auch Abb. 12, Fig. 1, 2.

Betulaceae. Nach NAWASCHIN (1899c, S. 380) kann bei *Corylus avellana* jede Makrospore zum Embryosack werden, „obgleich die untere oder die unteren in dieser Hinsicht bevorzugt werden“. Ähnlich verhält sich *Corylus americana* und *Carpinus betulus* (BENSON 1894). Dagegen wird bei *Alnus alnobetula* (WOLPERT 1910) und *Betula alba* (NAWASCHIN 1894a) D zum Embryosack.

Fagaceae. BENSON (1894) spricht bei *Fagus silvatica* und *Castanea sativa* von einem Embryosacke, der unmittelbar unter den Deckzellen liegt und unter dem zwei Schwesterzellen liegen, die bisweilen zwei- oder mehrkernig werden.

Juglandaceae. Für einige Arten dieser Familie gibt KARSTEN (1902) an, daß C und D gleiche Aussichten zur Weiterentwicklung haben. Bei *Juglans cordiformis* öfter zwei Embryosäcke, die nach ihrer Lage aus einer Tetrade entstanden waren.

Salicaceae. Bei *Populus canadensis* kommen nach GRAF (1921) Tetraden „aus dreien“ vor, in denen die vorletzte dominiert, in einem Falle wurde außerdem die unterste zweikernig; bei *P. canadensis* und *tremula* entsteht aber meist der Embryosack aus D.

Myzodendraceae. Bei *Myzodendron quadriflorum* meist a, b, c, D, doch auch a, b, C, d (SKOTTSBERG 1913).

Urticaceae. Bei *Elatostema acuminatum* meist D, manchmal C; doch kann auch zwischen mehreren Tetraden ein Konkurrenzkampf entstehen (TREUB 1906).

Chloranthaceae. *Chloranthus chinensis*: A, B, C oder D kann gefördert sein (ARMOUR 1906).

Platanaceae. *Platanus orientalis* und *acerifolia*: D oder A wird zum Embryosack (BRETZLER 1924).

Thelygonaceae. *Thelygonum cynocrambe*: gewöhnlich D, aber auch C (SCHNEIDER 1914).

Caryophyllaceae. Bei *Melandrium rubrum* ausnahmsweise auch C (STRASBURGER 1910b).

Euphorbiaceae. *Poinsettia pulcherrima*: bei linearer Stellung D; wenn aber die Makrosporen quadratisch oder tetraëdrisch angeordnet sind, zeigen zwei, drei oder alle vier die Neigung zur Weiterentwicklung (CARANO 1915b).

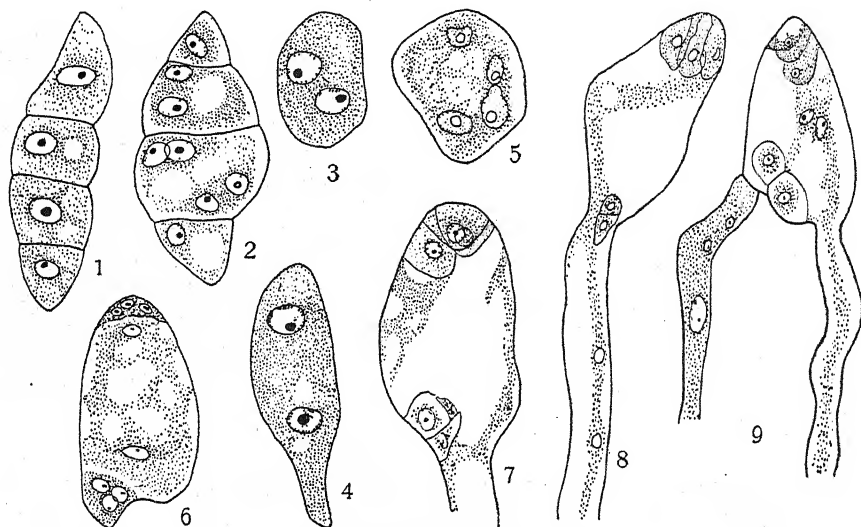


Abb. 12. Embryosackentwicklung von *Casuarina stricta*. Fig. 1. Makrosporentetrade, die beiden mittleren Zellen vergrößert. — Fig. 2. Ebenso; z. T. Keimung der Makrosporen. — Fig. 3. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 4. Zweikerniger Embryosack, der gegen die Chalaza zu einen Blindsack erzeugt hat. — Fig. 5. Vierkerniger Embryosack. — Fig. 6. Achtkerniger Embryosack; neben den Antipoden beginnende Anlage eines Blindsacks. — Fig. 7 und 8. Achtkernige Embryosäcke mit deutlichem Eiapparat. — Fig. 9. Embryosack mit Blindsack; ein Pollenschlauch langt eben am Embryosacke an. — Nach FRYE. Stark vergr.

Calycanthaceae. Nach LONGO (1900) gehen bei dieser Familie aus den in größerer Zahl vorhandenen Embryosackmutterzellen, Tochterzellen in verschiedener Zahl hervor. Aus jeder derselben kann der Embryosack entstehen.

Aristolochiaceae. *Aristolochia clematilis* hat entweder lineare Tetraden, dann wird meist D zum Embryosack oder nicht-lineare, dann zeigen meist mehrere die Neigung zur Weiterentwicklung (JACOBSSON-STIASNY 1918). Bei *Asarum europaeum* fand JÖNSSON (1879/80) einmal zwei Embryosäcke übereinander, die wahrscheinlich aus einer Tetrade entstanden waren.

Ranunculaceae. Bei *Paeonia hyperboreum* fand JÖNSSON (1879/80) C gefördert; ähnliches gibt PALM (1915, S. 119) für *Paeonia* sp. an, wo B, C oder D zu Embryosäcken werden können. Bei *Caltha palustris* gewöhnlich D, ausnahmsweise A (MOTTIER 1895).

Nymphaeaceae. *Cabomba caroliniana* zeigt oft Förderung zweier Makrosporen, von denen eine, meist die unterste zum Embryosack wird (NITZSCHKE 1914). Bei *Nelumbo lutea* vereinzelt zwei Embryosäcke übereinander, die wahrscheinlich derselben Tetrade entstammen (COOK 1909a, YORK 1904).

Ceratophyllaceae. Bei *Ceratophyllum demersum* ausnahmsweise C gefördert (DE KLERCKER 1885).

Cruciferae. Bei den von VANDENDRIES (1909, 1912) untersuchten Arten mit mehreren Embryosackmutterzellen, scheint keine bestimmte Tetradenzelle zum Embryosack bestimmt zu werden.

Caricaceae. *Carica papaya*: entweder A, b, c, d oder a, b, c, D (KRATZER 1918).

Violaceae. *Viola cucullata*: meist D, doch auch C oder B (BLISS 1912).

Passifloraceae. Bei *Passiflora*-Arten bald A, bald D gefördert (KRATZER 1918).

Cistaceae. Bei *Halimium halimifolium*, *Helianthemum apenninum*, *ledifolium*, *alpestre* wird meist D, doch auch eine andere Makrospore zum Embryosack (CHIARUGI 1925); *Helianthemum Rhodax* verhält sich ebenso (A. FISCHER 1880; vgl. auch PALM 1915, S. 122).

Guttiferae. Bei *Hypericum perforatum* einmal zwei Embryosäcke übereinander, der untere vier-, der obere zweikernig (SCHNARF 1914).

Saxifragaceae. *Astilbe japonica*: D, doch auch A (WEBB 1903); *Parnassia palustris*: B und C können ebensooft zu Embryosäcken werden als D, auch Konkurrenz zwischen zwei Makrosporen beobachtet, nämlich a, B, c, D oder a, B, C, d oder a, b, C, D (PACE 1912); *Francoa ramosa*, *appendiculata*: D, ausnahmsweise C (GÄUMANN 1919); bei *Philadelphus coronarius* und *inodorus* können drei Makrosporen Weiterentwicklung zu Embryosäcken zeigen (GÄUMANN 1919).

Rosaceae. *Rhodotypus kerrioides*: meist A (PÉCHOUTRE 1902); *Spiraea* sp.: verschiedene Stellung der dominierenden Makrospore (PÉCHOUTRE 1902); *Rubus fruticosus*: A oder B (PÉCHOUTRE 1902); *Rubus* sp. sp.: jede Makrospore kann zum Embryosack werden (STRASBURGER 1905b, S. 146—148); *Fragaria vesca*: B, C oder D (PÉCHOUTRE 1902, STRASBURGER 1905b, S. 146—148); *Fragaria vesca*: B, C oder D (PÉCHOUTRE 1902, STRASBURGER 1879a); *Sanguisorba tenuifolia*: C oder D (PÉCHOUTRE 1902); *Rosa myriacantha*: A, doch auch bisweilen B, C oder D (PÉCHOUTRE 1902), vgl. über *Rosa* auch die oben besprochenen Angaben STRASBURGERS und TÄCKHOLMS; *Malus communis*: C oder D; *Pirus communis*: C oder D; *Sorbus aucuparia*: C oder D; *Cydonia vulgaris*: B, C oder D; *Amelanchier canadensis*: B, C oder D; *Kerria japonica*: meist D; bei *Mespilus germanica*, *Eryobotrya japonica*, *Amygdalus communis*, *Armeniaca vulgaris*, *Persica vulgaris* äußerst verschiedene Stellung der dominierenden Makrospore (PÉCHOUTRE 1902); *Waldheimia geoides*: meist A (JÖNSSON 1879/80, PALM 1915, S. 126); *Alchemilla speciosa*: nur ausnahmsweise eine andere als D (STRASBURGER 1905b, S. 111); *Sibbaldia procumbens*: der Embryosack entsteht aus höher gelegenen Makrosporen.

Mimosaceae. *Acacia albida*: C oder D (GUIGNARD 1881a).

Papilionaceae. *Cercis siliquastrum*: C oder D (GUIGNARD 1881a).

Melastomataceae. *Monochaetum ensiferum*: gewöhnlich D, doch auch A oder B (ZIEGLER 1925).

Thymelaeaceae. *Daphne odora*: einigemale als Ausnahme beobachtet Tetraden vom Aussehen A, b, c, D; auch A, b, c, d kommt vor (OSAWA 1913a); *Daphne alpina* verhält sich ähnlich (STRASBURGER 1909a).

Elaeagnaceae. *Shephardia canadensis*: einmal zwei Tetraden nebeneinander, in der einen war A, in der anderen D gefördert (SERVETTAZ 1909, S. 362).

Nyssaceae. *Davidia involucrata*: wahrscheinlich können verschieden stehende Makrosporen zu Embryosäcken werden (HORNE 1909).

Cornaceae. *Aucuba japonica*: D, vereinzelt vergrößert und teilt sich außerdem C (PALM und RUTGERS 1917); *Benthamia fragifera*: von den Makrosporen entwickeln sich entweder alle oder nur die mittelsten oder — das gewöhnliche — nur die untersten weiter (JÖNSSON 1881).

Araliaceae. *Aralia cachemirica*: gelegentlich teilen sich einzelne degenerierende Makrosporen durch eine Längswand; ähnliches kommt auch bei *Fatsia japonica* vor (DUCAMP 1902).

Umbelliferae. *Physospermum aquilegifolium*: D, gelegentlich vielleicht A; *Smyrnum perfoliatum*: D, bisweilen C; *Petroselinum sativum*: D oder C; *Oenanthe pimpinelloides*: D, doch nicht immer (HÅKANSSON 1923); *Pastinaca sativa*: A (BEGHEL 1925).

Scrophulariaceae. *Pentstemon secundiflorus*: C oder D (EVANS 1919); *Pedicularis caespitosa*: D, ausnahmsweise B oder A (SCHMID 1906); *P. sceptrum Carolinum*: D, bisweilen A oder B (LUNDQUIST 1915); *Lathraea squamaria*: bisweilen zwei aus derselben Tetrade stammende Embryosäcke (SCHMID 1906).

Lentibulariaceae. *Byblis gigantea*¹⁾: A (LANG 1901).

Orobanchaceae. *Christisonia neilgherrica*: oberhalb des fertigen Embryosackes vereinzelt zwei Schwesterzellen beobachtet, von denen die nächstliegende vier-, die darüberliegende einkernig war (WORSDELL 1897).

Pedaliaceae. *Trapella sinensis*: A (OLIVER 1888; eine zweifelhafte Angabe, vgl. diesbezüglich JACOBSSON-STIASNY 1914, S. 66 [532]).

Apocynaceae. *Apocynum androsaemifolium*: A, B, C oder D, letzteres ist jedoch das gewöhnliche (FRYE und BLODGETT 1905); ähnlich verhält sich *Apocynum cannabinum* (GUIGNARD 1917b).

Asclepiadaceae. *Asclepias tuberosa* und *Cornuti*: jede Makrospore kann zum Embryosack werden; *A. Sullivantii*: B, C oder D kann zum Embryosack werden, oft zeigen gleichzeitig zwei ein Anzeichen der Weiterentwicklung (FRYE 1902).

Oleaceae. *Jasminum nudiflorum*: eine beliebige Makrospore wird zum Embryosack (JÖNSSON 1881).

Rubiaceae. Die Verhältnisse sind nur zum Teil mit denen anderer Familien vergleichbar, weil vielfach die Makrosporen durch Kerne innerhalb der Embryosackmutterzelle vertreten sind. *Coffea*-Arten: A (V. FABER 1912); *Vaillantia hispida*, *Callipeltis cucullaria*, *Sherardia arvensis*, *Galium*-, *Asperula*-Arten: verschiedene Tetraden können den Embryosack liefern (LLOYD 1902); *Putoria calabrica*: D oder C (PIERPAOLI 1917).

¹⁾ Gattung zweifelhafter systematischer Stellung.

Lobeliaceae. *Lobelia erinus*, *urens*, *Dortmanna*: D, selten C (ARMAND 1912).

Compositae. *Solidago serotina*: meist A, die unteren Makrosporen persistierend (PALM 1914a; vgl. dagegen CARANO 1918, 1921); *Bellis perennis*: D, in einem Falle schienen alle Makrosporen gekeimt zu haben (PALM 1914a, 1915; vgl. dagegen CARANO 1913b); *Aster Pattersoni*: aus einer mikropylar gelegenen Makrospore der in Mehrzahl gebildeten Tetraden geht der Embryosack hervor (PALM 1914a, b, 1915); *Aster Novae Angliae*: A, B, C oder D (PALM 1914a, b), nach CARANO (1918, 1921) jedoch zumeist D; *Erigeron glabellus*: wie *Aster Pattersoni* (CARANO 1921); *Erigeron unalaschkensis*: der Embryosack geht entweder aus einer unteren, seltener aus einer oberen Dyade hervor (HOLMGREN 1919); *Chrysanthemum leucanthemum*: es entstehen mehrere Tetraden, von denen eine zentral gelegene Makrospore den Embryosack liefert (PALM 1914a, 1915); *Tussilago farfara*: A (GUIGNARD 1882a, SCHÜRHOFF 1920a; ein zweifelhafter Fall, vgl. AFZELIUS 1924); *Senecio vulgaris*: A (WINGE 1914; diese Angabe ist sicher unzutreffend, vgl. CARANO 1915c, 1921, DAHLGREN 1920, SMALL 1919, AFZELIUS 1924, LANGLET 1925; immer liefert D den Embryosack); *Culcitium reflexum*: beobachtet wurden Tetraden vom Aussehen a, b, c, D oder A, b, C, d oder A, b, c, D (vgl. Abb. 10, Fig. 3—5; AFZELIUS 1924); *Emilia amplexicaulis*¹⁾: beobachtet wurden Tetraden vom Aussehen a, b, c, D oder a, b, C, D oder a, B, C, D oder A, B, C, D; oft zwei Embryosäcke einmal sogar vier Embryosäcke übereinander (PALM 1915, AFZELIUS 1924); *Adenostyles albifrons*: D, vereinzelt A (LANGLET 1925); *Grindelia squarrosa*: D wird zum Embryosack, doch zeigen auch Schwesterzellen Zeichen von Vergrößerung (HOWE 1926).

Potamogetonaceae. Bei *Zanichellia palustris* nach CAMPBELL (1897) angeblich drei Tetraden, von denen die oberste den Embryosack ausbildet.

Liliaceae. *Tofieldia calyculata*: meist D, selten B oder C (SEELIEB 1924); *Gloriosa superba*, *virescens*, *Rotschildiana*: D, selten C, die anderen Makrosporen werden zweikernig (AFZELIUS 1918); *Uvularia grandiflora*: mehrere Makrosporen können auskeimen (VESQUE 1879a); *Scilla sibirica*: (AB) (cd) oder (ab) (CD)²⁾ (SCHNIEWIND-THIES 1901); *Scilla hyacinthoides* var. *coerulea* und *campanulata*: (AB) (cd) (MC KENNEY 1904); *Agaphis campanulata*: (AB) (cd) oder (ab) (CD) (GUIGNARD 1882a, vgl. auch MELLINK 1880, TREUB und MELLINK 1880); *Convallaria majalis*: (AB) (cd) (WIEGAND 1900; MELLINK 1880 sah einen Fall, wo sich beide Dyaden weiterentwickelt hatten); *Paris quadrifolia*: gewöhnlich (ab) (CD), seltener (AB) (cd) (ERNST 1902); *Galtonia candicans*: jede Makrospore kann zum Embryosack werden, häufig Konkurrenz zwischen zweien, z. B. A, b, C, d oder a, B, c, D, oder a, b, C, D usw. (SCHNIEWIND-THIES 1901); *Veltheimia viridiflora*: D, doch vereinzelt zwei Embryosäcke übereinander, Auskeimen mehrerer Makrosporen beobachtet (STIFFLER 1925).

¹⁾ Dies ist der richtige Name der von PALM (1915) als *E. sagittata* bezeichneten Pflanze; vgl. darüber AFZELIUS (1924).

²⁾ Hier sind auch diejenigen Fälle einbezogen, wo die Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Typus und eine von der Norm abweichende Auslese der Dyaden stattfindet; die mikropylare Dyade ist mit (AB), die chalazale mit (CD) bezeichnet.

Amaryllidaceae. *Narcissus Tazetta*: die untere Dyade wird zum Embryosack, es kann aber auch außerdem die obere erhalten bleiben und mehrkernig werden (MELLINK 1880, TREUB und MELLINK 1880).

Velloziaceae. *Vellozia elegans*: D wird zum Embryosack, in nicht wenigen Fällen keimt mehr als eine Makrospore (STENAR 1925b).

Dioscoreaceae. *Dioscorea sinuata*: Makrosporen in unregelmäßiger Gruppierung, eine zentral gelegene persistiert (SUESSENGUTH 1919).

Eriocaulaceae. *Eriocaulon septangulare*: D wird zum Embryosack, oft aber werden mehrere oder alle Makrosporen größer und zweikernig (R. W. SMITH 1910).

Musaceae. *Strelitzia* sp.: jede Makrospore kann keimen (BROWN und SHARP 1911).

Orchidaceae. *Cypripedium spectabile*: gewöhnlich (ab) (CD), selten (AB) (cd) (PACE 1907); *Platanthera obtusata*: D wird zum Embryosack, bisweilen auch das Keimen von C beobachtet (AFZELIUS 1922); *Gyrostachys gracilis* und *cervina*: wenn durch vorzeitige Degeneration eine Dreierreihe gebildet wird, kann entweder C oder D zum Embryosack sich entwickeln, vereinzelt alle drei mehrkernig, D acht-, C vier- und die obere Dyade zweikernig (PACE 1914).

Araceae. *Anthurium crystallinum*: A (GOW 1913); *Dieffenbachia seguine*: A (CAMPELL 1900); *Arisaema triphyllum*: eine beliebige Makrospore wird zum Embryosack (PICKETT 1913).

Wenn wir aus dieser Liste, die durch Erweiterung und Ergänzung der von PALM (1915, S. 138—144) gegebenen entstanden ist, Schlüsse zu ziehen versuchen, so müssen wir folgendes beachten: Wir sehen einerseits in ihr Formenkreise, die näher verwandt sind, z. B. solche, die den Monochlamydeen, den Polycarpicae, den Rosales, Umbelliflorae, Liliiflorae angehören, während für andere Formenkreise keine oder sehr wenige Beispiele aufgefunden wurden, wie Centrospermae, Parietales, Terebinthales, Primulales u. a. Es ist daher immerhin möglich, daß in manchen Fällen natürliche Verwandtschaft auch in der Art und Weise zum Ausdruck kommt, wie sich die Auslese der dominierenden Makrospore vollzieht. Jedoch ist das Material zu lückenhaft, um ein sicheres Urteil fällen zu können. Auch müssen wir noch einen äußerlichen Umstand in Betracht ziehen. Die Zahl der in der Liste angeführten Arten mit nicht normaler Auslese der Makrosporen ist zweifellos auch von der Gründlichkeit abhängig, mit der die betreffende Familie bisher untersucht worden ist. In einer gut durchforschten Familie, wie es z. B. die Scrophulariaceae sind, wird man gewiß Ausnahmefälle mit abnormer Auslese der Makrosporen finden, die natürlich sehr wenig dagegen aussagen, daß in dieser Familie die Bestimmung der untersten Makrospore zum Embryosack fixiert ist.

Hinsichtlich der Frage, ob nicht die abnormale Auslese der Makrosporen mit anderen Erscheinungen in Korrelation steht, hat PALM (1915) darauf hingewiesen, daß in etwa 75 Prozent der ihm bekannten Fälle das Keimen einer anderen als der chalazalen Makrospore mit dem Besitze eines mehrzelligen Archesporis zusammenfällt, ein Zahlenverhältnis, das auch durch die seither bekanntgewordenen Fälle kaum wesentlich verändert wird. Zur Erklärung dieses Zusammenhanges zieht PALM trophische Verhältnisse heran: „Rein nahrungsphysiologisch

betrachtet bedeutet ja ein Archesporkomplex, auch ein wenigzelliger, einen Nahrungsvorrat, dessen Wert nicht unterschätzt werden darf. Die peripherisch gelegenen Zellen desselben zeigen bei der Weiterentwicklung sehr oft eine schwächere Ausbildung der erzeugten Tochterzellen, die mittleren sind die kräftigsten, da ja ihnen wohl der größte Teil der Nahrungszufuhr aus der Chalaza zugute kommt. Die peripherischen zeigen auch schon früh Degenerationssymptome, was die Zerstörung und Resorption derselben erleichtert. Die entwicklungsfähige Tetrade bzw. Tetraden kommen somit in ein Nahrungsgewebe eingebettet zu liegen, wodurch, gleichwertige Ausbildung ihrer einzelnen Makrosporen vorausgesetzt, jede Makrospore ebenso große Chancen der Keimung wie die anderen haben dürfte.“

Ebenfalls auf trophische Verhältnisse weist JACOBSSON-STIASNY (1916) hin, indem sie sowohl das häufige Vorkommen einer fluktuierenden Auslese der dominierenden Makrospore als auch eine Vermehrung des Archespors auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen sucht, die sie in günstigen Ernährungsverhältnissen sieht. „Günstige Ernährungsverhältnisse, die bereits eine Weiterentwicklung mehrerer Archespore verursacht haben, ermöglichen auch die temporäre Weiterentwicklung mehrerer Archespore“ (JACOBSSON-STIASNY 1918, S. 8). Diese Autorin hat aber noch auf einen anderen Umstand aufmerksam gemacht, der auf das Auskeimen mehrerer Embryosäcke oder Variabilität in der Auslese des dominierenden Embryosackes Licht wirft. Sie fand (1918), daß bei *Aristolochia clematitis* bei linearer Anordnung zwar mehrere Makrosporen der Reihe die Tendenz zu keimen zeigen, aber doch meist die chalazale dominiert, bei einer massigen Lagerung aber die Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen besonders häufig zu sein scheint. Eine gleiche Beobachtung hat bereits NITZSCHEKE (1914) bei *Cabomba* gemacht. Auch sind Beobachtungen an *Poinsettia pulcherrima* von CARANO (1915b) zu nennen, der bei linearer Anordnung eine und zwar die chalazale Makrospore gefördert fand, bei massiger das Auskeimen von zwei, drei oder vier derselben feststellte. Wir müssen dabei nicht das Gewicht darauf legen, daß mehr als eine Makrospore gefördert wird, sondern darauf, daß jede von ihnen zur Entwicklung gelangen kann. Denn auch bei linearer Anordnung kann es zur Auskeimung mehrerer oder aller Makrosporen kommen, wie wir noch später sehen werden. Die Fixierung der chalazalen Makrospore als Ursprung des Embryosackes kann sehr wohl mit einer längeren Erhaltungsfähigkeit der übrigen verbunden sein, die sogar zwei- oder noch mehrkernig werden können. Bei *Aristolochia* und den anderen angeführten Fällen liegt ein anderes Verhalten vor: Jede Makrospore ist befähigt zum Embryosack zu werden und kann dies bei massiger Anordnung auch durchführen; bei linearer Stellung ist die chalazale in der günstigsten Lage und wird daher auch in der Regel allein erfolgreich sein.

Auch andere Gesichtspunkte kommen noch in Frage. STRASBURGER (1879a; vgl. auch 1904), der den ersten Fall, wo eine nicht-chalazale Makrospore zum Embryosack wird, beschrieben hat, macht auf die Gestalt und die Wachstumsvorgänge der Embryosackmutterzelle und der aus ihr hervorgehenden Tetrade aufmerksam. Ähnlicher Art sind auch die Einflüsse, welche nach PÉCHOUTRE (1902) und LLOYD (1902) bei der Auslese der funktionierenden Makrospore eine Rolle spielen. Beide weisen

auf die Lagerungsverhältnisse hin, durch die Entwicklung gewisser Makrosporen begünstigt und Unterdrückung anderer rein mechanisch bedingt wird.

Gegenüber diesen Gesichtspunkten (vgl. auch noch die Erörterung bei LUNDQUIST 1915, S. 51f) äußert NITZSCHKE (1914) im Sinne einer phylogenetischen Fragestellung. Dieser sieht „in dem Bestreben mehrerer Makrosporen, ihre Gleichwertigkeit lange zu bewahren, ein Merkmal großer Ursprünglichkeit“; ein Gedanke, der zunächst einleuchtend erscheint. Es gibt hinsichtlich der Auslese der zum Embryosack werdenden Makrospore zwei durch Übergänge verbundene Typen, nämlich einerseits Formen, bei welchen eine bestimmte Makrospore zum Embryosack prädestiniert ist, andererseits solche, wo jede die gleiche Fähigkeit hat. Wenn NITZSCHKE die ersteren als abgeleitet betrachtet, folgt er dem Grundsatz, das Spezialisierte und Fixierte vom Nichtspezialisierten und Unbestimmten abzuleiten. Dagegen sprechen aber die erörterten Zusammenhänge mit anderen Erscheinungen und die Verteilung der Fälle mit fluktuierender Auslese im System.

Wir haben bisher diejenige Makrospore in den Vordergrund gestellt, welche den Embryosack ausbildet. Doch verdient auch das Schicksal ihrer Schwesterzellen einige Aufmerksamkeit. Die Vorstellung, daß diese einfach absterben und ihre Leichen im weiteren Verlauf der Entwicklung ganz einfach zerdrückt und resorbiert werden, darf nicht verallgemeinert werden. Sie paßt z. B. gleich nicht auf *Casuarina*: „Au lieu d'être refoulées, les cellules-soeurs commencent, au contraire, souvent à prendre une certaine part à l'élargissement des macrospores . . . Même lorsque les prolongements commencent à se produire, les cellules situées immédiatement au dessous des macrospores sont épargnées. Finalement, bien étendu, les cellules-soeurs des macrospores disparaissent aussi, soit avant, soit après que la macrospore qui est sac embryonnaire prend un essor spécial. Mais, en résumant, on peut dire que chez les *Casuarina* la croissance des jeunes sacs embryonnaires ne se fait pas en premier lieu dépens de leur cellules soeurs, comme c'est le cas chez autres Phanérogames“ (TREUB 1891). Bei *Betula* beobachtete NAWASCHIN (1894a), daß die Schwesterzellen von dem sich vergrößernden Embryosack nie in derselben Weise verdrängt werden, wie benachbarte Nuzelluszellen. Sie werden zwar später auch „unter charakteristischen Erscheinungen desorganisiert, doch bleibt an ihrer Stelle stets ein Hohlraum, welcher von den Desorganisationsprodukten der betreffenden Zellen erfüllt, vom Scheitel des Embryosackes nie eingenommen wird“. Bei *Corylus* behalten die Schwesterzellen sogar die Fähigkeit sich weiter zu entwickeln. Auch bei *Juglans* sind sie langlebig. So bilden NAWASCHIN und FINN (1913) eine Tetrade ab, deren unterste Zelle am größten und einkernig ist, die darüberliegende ist kleiner und zweikernig. Auch sonst finden sich unter den Angiospermen zerstreut Fälle, wo wie es scheint ganz regelmäßig Makrosporen zweikernig werden, obwohl sie sich nie zum Embryosack entwickeln. So fand AFZELIUS (1918) bei *Gloriosa*-Arten (Abb. 10, Fig. 6—8) alle vier Makrosporen zweikernig, obwohl nur die unterste immer zum Embryosack wird. Ähnliches bei *Uvularia* (VESQUE 1879a). Der von STIFFLER (1925) bei *Veltheimia* beobachtete Fall (siehe S. 112) ist besonders bemerkenswert, denn es zeigt sich, daß die Keimung gegen die Mikropyle zu verzögert statt-

findet. STIFFLER fand u. a. eine Tetrade, wo die beiden mikropylaren Tetraden je einkernig, die beiden chalazalen je zweikernig waren, und eine zweite Tetrade zeigte ein vorgerückteres Stadium, indem die beiden mikropylaren je zwei- und die chalazalen je vierkernig geworden waren. Eine auffallende Tendenz zu persistieren haben auch die Schwesterzellen mancher Oenotheraceae, bei denen die oberste Makrospore zum Embryosack wird. TÄCKHOLM (1914) beobachtete z. B. bei *Lopezia coronata*, daß die Schwesterzellen des Embryosackes am Leben bleiben und eine Weiterentwicklung erfahren; er fand unter einigen Embryosäcken Zellen mit dichtem Plasma und freien Kernen, in einem Falle deren drei, in einem anderen elf. Ähnliches bei *Jussieu* (TÄCKHOLM 1915), wo oft unter der geförderten Makrospore eine bisweilen zweikernige Schwesterzelle lag. Auch SCHWEMMLE (1924) hebt bei *Epilobium* die auffallend lange Persistenz der Schwesterzellen hervor und ähnliches fand WERNER (1915) bei dem von ihr untersuchten Material. Ein den zuletzt-besprochenen Fällen an die Seite zu stellendes Beispiel bildet ferner *Aucuba himalaica*, wo HORNE (1914) einen interessanten Ausnahmefall beschreibt: gegen die Regel hat sich die Makrospore C zum Embryosack entwickelt und D war unter diesem als große plasmareiche Zelle vorhanden. Damit nähern wir uns aber der Vermutung, daß unter Umständen, wo eine höher gelegene Makrospore zum Embryosack wird, tiefer gelegene als Antipoden fungieren könnten. Dies wurde von WINGE (1914a) bei *Senecio vulgaris* und von PALM (1914a, b) bei *Solidago serotina* und *Aster Novae Angliae* angegeben, aber von anderen Autoren, insbesondere CARANO (1918, 1921) bestritten und für erstere Pflanze als zweifellos unrichtig erwiesen (CARANO 1915c, DAHLGREN 1920, SMALL 1919). Wir müssen bei vorsichtiger Kritik sagen, daß ein solcher Funktionswechsel bei den Kompositen mindestens sehr unsicher ist. Bei gewissen Rosaceae können teilweise auch chalazale Makrosporen einige Zeit unter dem Embryosack persistieren, z. B. bei *Alchemilla*, *Rosa*, *Sibbaldia* (vgl. ALBANESE 1904), ohne daß man jedoch den Eindruck erhält, daß diese Makrosporen mit dem Embryosack in engerem physiologischem Zusammenhang stünden. Schließlich seien noch einige Fälle angeführt, wo eine oder mehrere zweikernige nicht fertile Makrosporen gelegentlich gesehen worden sind: *Bellis perennis* (PALM 1915; vgl. auch CARANO 1913b), *Eupatorium cannabinum* (HOLMGREN 1919, S. 55)¹⁾, *Cercis siliquastrum*, *Phaseolus multiflorus*, *Erythrina cristagalli* (GUIGNARD 1881a), *Valeriana phu* (ASPLUND 1920), *Acicarpa tribuloides* (DAHLGREN 1915a), *Coleanthus subtilis* (SCHNARF 1926), *Platanthera obtusata* (AFZELIUS 1922), *Gyrostachys gracilis* (PACE 1914) u. a.

¹⁾ Hier war ein paarmal die Makrospore B zweikernig. Der Autor betrachtet diese Erscheinung „als ein durch den Druck der umgebenden Megasporen verursachtes Degenerationszeichen. Diese Anomalie stimmt vielleicht mit einer Erscheinung überein, die WYLIE bei *Elodea canadensis* beschrieben hat. Er fand in einem Falle anstatt vier sechs Megasporen. Daß die oberste von diesen sechs Zellen als eine Embryosackmutterzelle anzusprechen ist, geht deutlich aus ihrem Synapsisstadium hervor, worauf schon PALM (1915) aufmerksam gemacht hat. Aber es erübrigt noch eine Zelle aus der Tetrade zu erklären. Am einfachsten dürfte es sein, die Sache so aufzufassen wie oben bei *Eupatorium*“. Diese Erklärung könnte man vielleicht besser dahin modifizieren, daß man an Stelle des Druckes eine aus der Umgebung stammende Reizwirkung annimmt und die Quelle des Reizes im Sinne HABERLANDTs in den Nekrohormonen sucht, die von benachbarten absterbenden Zellen stammen.

Gewöhnlich sind es nur Kernteilungen, die in einzelnen Schwesterzellen des Embryosacks auftreten; vereinzelt können jedoch auch Zellteilungen in ihnen stattfinden. Bei *Aralia racemosa* und *Fatsia japonica* fand DUCAMP (1902) in Tetraden eine oder zwei Makrosporen, und zwar nie die chalazale, durch eine Längswand geteilt. Bei *Jeffersonia diphylla* tritt nach ANDREWS (1895) gelegentlich in der mikropylaren Makrospore eine Längswand auf.

Nach Besprechung derjenigen Fälle, die zeigen, daß vielfach die nicht fertilen Makrosporen nicht gleich zugrundegehen, sondern sogar eine gewisse Entwicklungsfähigkeit aufweisen können, ist über das vorherrschende Verhalten wenig zu sagen. Das Absterben der Makrosporen erfolgt oft in der Richtung von der Mikropyle gegen die Chalaza zu, also basipetal; doch gibt es auch genug Beispiele, wo zuerst die beiden mittleren Makrosporen absterben oder eine andere Folge der Degeneration zur Beobachtung gelangt. Natürlich können dann, wenn nicht genügendes Material vorhanden ist, in dem Untersucher Zweifel und Irrtümer über die Auslese der Makrosporen entstehen und vielleicht sind solche Fehldeutungen auch in der oben gegebenen Liste verborgen. Die Resorption der abgestorbenen Schwesterzellen erfolgt im allgemeinen sehr rasch; ihre Reste sind in der Regel im vierkernigen Stadium des Embryosackes nur mehr unbedeutend oder fehlen ganz.

Eine wichtige Frage, die sich an das Zugrundegehen der Makrosporen knüpft, ist die nach der physiologischen Bedeutung dieser Erscheinung. Nach den Anschauungen HABERLANDTS geht von abgestorbenen Zellen vielfach Anregung zu Zellteilungen in benachbarten Geweben aus und die Vermittler dieser Anregung sind die aus den zugrundegehenden Zellen in die Umgebung diffundierenden „Nekrohormone“. Hier, wie überhaupt vielfach in der Ontogenie, liegen Fälle vor, wo neben absterbenden Zellen solche mit lebhafter Zelltätigkeit und Zellvermehrung zu finden sind. Der Gedanke, daß die Bildung von Nekrohormonen in den Dienst des normalen Entwicklungsablaufes gestellt sein könnte, liegt nahe, seine Richtigkeit ist aber oft schwer zu beweisen. Für die Annahme, daß die von den zugrundegehenden Makrosporen ausgehenden Nekrohormone die erhalten bleibende Makrospore zur Keimung anregen, besteht zunächst kein Hindernis. Denn die Keimung ist der im allgemeinen später einsetzende Vorgang; daß über der noch einkernigen chalazalen Makrospore desorganisierte Reste der Schwesterzellen liegen, ist ein ungemein häufig zu findendes Stadium. Natürlich entsteht die Frage, woher kommt die Entwicklungserregung in denjenigen Fällen, wo keine Zellreste vorhanden sind, z. B. wenn alle vier Makrosporen keimen oder alle Abkömmlinge einer Makrosporenmutterzelle zum Aufbau des Embryosackes verwendet werden (*Lilium*-, *Peperomia*-Typus). Wir können auch die Frage stellen, wenn tatsächlich Nekrohormone von den desorganisierten Makrosporen ausgehen, warum wird nur ihre Schwesterzelle, nicht auch das umgebende Nuzellusgewebe zur Teilung angeregt? Wir sehen, daß die Vorstellung, daß Nekrohormone, die von den verdrängten Makrosporen ausgehen, in ursächlichem Zusammenhang mit dem weiteren Ablauf der Entwicklung stehen, nicht befriedigt und hier nur durch einige Hilfhypothesen gestützt werden könnte.

Wir haben bisher nur den — allerdings die Regel bildenden — Fall betrachtet, daß die Makrosporenmutterzelle in Zellen geteilt wird.

Nun gibt es, wie schon erwähnt wurde, eine größere Anzahl von Fällen, wo nach der homöotypischen Teilung die Wandbildung unterbleibt und solche, wo außerdem schon nach der heterotypischen Teilung keine Wand angelegt wird. Es entstehen also entweder zwei Zellen mit je zwei oder eine Zelle mit vier Makrosporenkernen. Die Art und Weise, wie diese zweikernigen und vierkernigen Zellen zum Aufbau des Embryosackes verwendet werden, ist verschieden.

I. Nach der heterotypischen Teilung wird eine Wand gebildet; in jeder Dyade erfolgt nur eine Kernteilung, keine Zellteilung.

- a) Beide Makrosporenkerne einer der Dyaden werden zur Bildung des Embryosackes verwendet; die andere Dyade geht zugrunde.
- b) Ein Makrosporenkern einer der beiden Dyaden wird zur Bildung des Embryosackes verwendet; sein Schwesterkern und die andere Dyade gehen zugrunde.

II. Weder nach der heterotypischen, noch nach der folgenden homöotypischen Kernteilung erfolgt eine Wandbildung.

- a) Alle vier Makrosporenkerne werden zur Bildung des Embryosackes verbraucht.
- b) Drei der vier Makrosporenkerne werden zur Bildung des Embryosackes verwendet, der vierte geht zugrunde.
- c) Zwei der vier Makrosporenkerne werden zur Bildung des Embryosackes verwendet, die übrigen zwei gehen zugrunde.
- d) Einer der vier Makrosporenkerne wird zur Bildung des Embryosackes verwendet, die übrigen drei gehen zugrunde.

Von diesen theoretisch denkbaren Möglichkeiten werden diejenigen, welche mit Ia, IIa, IIb, IIc bezeichnet werden, in anderem Zusammenhang besprochen werden. Hier interessiert uns zunächst nur der Normaltypus der Embryosackentwicklung, der unter anderem dadurch charakterisiert ist, daß nur ein Makrosporenkern, also ein Kern, der unmittelbar aus der homöotypischen Mitose hervorgegangen ist, den Ausgangspunkt für die Bildung der Gametophyten darstellt, und daher sollen hier nur Modifikationen des Normaltypus besprochen werden, die auf einer Unterdrückung der Wandbildung beruhen.

Bevor wir zur Besprechung derjenigen Fälle übergehen, wo die Wandbildung zwischen den vier Makrosporenkernen völlig unterdrückt ist, mögen zunächst solche angeführt werden, wo nach den Angaben der Autoren keine wirkliche Membranbildung, sondern nur eine Abgrenzung der Protoplasten durch plasmatische Hautschichten entsteht. Wir können solche Fälle gewissermaßen als Übergangsformen von dem normalen Verhalten zu dem ausgesprochen synzytischen auffassen. Die ausdrückliche Angabe, daß nur plasmatische Abgrenzung zwischen den Makrosporen vorhanden ist, betrifft *Eichhornia crassipes* nach W. R. SMITH (1898), *Avena fatua* nach CANNON (1900), *Coffea*-Arten nach V. FABER (1912) und *Hevea brasiliensis* nach C. HEUSSER (1919). Ob alle diese Angaben einer Nachprüfung standhalten, erscheint deshalb ungewiß, weil die bei solchen Untersuchungen angewendeten Kernfarbstoffe und stark lichtbrechenden Einschlußmedien die Wände in der Regel nicht in Erscheinung treten lassen und erst die Anwendung ausgesprochener Membranfarbstoffe ein sicheres Urteil über das Fehlen oder Vorhandensein einer Zellstoffmembran gestattet. Die Angabe über *Coffea* ist vor

allem deshalb von Interesse, weil bei anderen Rubiaceae ausgesprochen synzytisches Verhalten vorkommt. Bei *Crucianella*-Arten beschreibt z. B. LLOYD (1902), daß in dem mehrzelligen Archespor die Embryosackmutterzellen sämtlich die Fähigkeit haben, vier Tetradenkerne zu bilden, die sich in einer Reihe anordnen. Eine solche vierkernige Zelle, und zwar die am weitesten von der Chalaza entfernte, liefert den Embryosack. Sie wächst aus dem 12—15 zelligen Archesporkomplex heraus und verlängert sich stark unter gleichzeitiger Verbreiterung nach oben. Dabei teilt sich der mikropylare Kern in drei Teilungsschritten, die zur Bildung des achtkernigen Embryosackes führen. Die anderen drei Makrosporenkerne gehen allmählich zugrunde, können sich aber auch je einmal teilen. Andere Rubiaceae verhalten sich nach LLOYD entweder wie *Coffea* oder ähnlich wie *Crucianella*. An letztere Gattung erinnert auch das Verhalten einiger Kompositen, nämlich *Anthemis tinctoria* (HOLMGREN 1915), *Pyrethrum corymbosum* (PALM 1914a, 1915); bei beiden Pflanzen ist ein mehrzelliges Archespor vorhanden, das bei *Pyrethrum* große Mächtigkeit besitzt, und wieder geht von dem mikropylaren Pol die Embryosackbildung aus¹⁾. Die Schwesterkerne des dominierenden Makrosporenkernes teilen sich aber im Gegensatz zu *Crucianella* niemals und zeigen bald Zeichen der Degeneration. Zwischen den vier Makrosporenkernen von *Pyrethrum corymbosum* beschreibt PALM das Auftreten von Vakuolen, die darauf hinweisen, daß nach der homöotypischen Teilung starkes Wachstum einsetzt.

Während bei den besprochenen Kompositen die drei unteren Makrosporenkerne bald degenerieren, sind sie bei *Styphelia longifolia*, welche Art nach BROUGH (1923, 1924) im übrigen ganz mit jenen übereinstimmt, persistent. Während der obere Kern sich zum Embryosack ausbildet, werden sie sogar größer und nach der Ansicht des Autors wirken sie „as a via media for the passage of nutritive supplies from the chalaza to the developing embryo sac“.

Bei *Cornus florida* entwickelt sich nach MORSE (1907) ebenfalls aus der Embryosackmutterzelle eine Zelle, in der die vier Makrosporenkerne den Raumverhältnissen entsprechend in eine Reihe gestellt sind. Ein Makrosporenkern liefert die acht Kerne des fertigen Embryosackes, während die drei anderen degenerieren. Ganz übereinstimmend dürfte sich *Cornus mas* verhalten, wo HÅKANSSON (1923) ein gleiches einzelliges Tetradenstadium gesehen hat, wie es bei *C. florida* auftritt. Während bei diesen *Cornus*-Arten von der Auslese eines bestimmten Makrosporenkernes nicht gesprochen werden kann, ist es in den von NITZSCHKE (1914) beschriebenen Fällen von *Alisma plantago* und *Echinodorus* sp. der chalazale Kern, der den Embryosack erzeugt. Die drei anderen Kerne werden gegen die Mikropyle zu verschoben und degenerieren.

Wir sehen also, daß es eine Anzahl von Pflanzen gibt, bei welchen weder nach der heterotypischen noch nach der homöotypischen Teilung Zellen abgegrenzt werden. Leider ist es nicht bekannt, ob nach den Kernteilungen ephemere Zellplatten gebildet werden oder nicht. Die hierher gehörenden Pflanzenarten haben die verschiedenste systematische Stellung, aber keine von ihnen gehört einer Abteilung an, die auch nur im entferntesten in Betracht kommt, als primitiv zu gelten. Die Aus-

¹⁾ Die Entwicklung des Embryosackes von *Pyrethrum corymbosum* ist nur unvollständig bekannt.

lese des fungierenden Makrosporenkernes ist recht verschieden und steht wahrscheinlich auch z. T. mit den Archesporverhältnissen in Zusammenhang. Es ist bemerkenswert, daß bei den hierher gehörenden Vertretern der Compositae und Rubiaceae, die ein mehrzelliges Archespor haben, konstant der mikropylare Kern dominiert.

Der Fall, daß bei einer Angiosperme nur nach der heterotypischen Teilung Wandbildung erfolgt, aber doch nur ein Tochterkern einer Dyade den Ausgang für die Embryosackentwicklung bildet, ist äußerst selten und nur innerhalb der Orchidaceae bekannt, deren Ontogenie überhaupt eine Fülle von Besonderheiten aufweist. *Calopogon pulchellus* bildet nach PACE (1909) gewöhnlich eine aus vier Zellen bestehende Tetrade aus, deren chalazale Zelle zum Embryosack wird. Selten unterbleibt in der oberen Dyade die Teilung. Es kommt aber auch vor, daß nur nach der heterotypischen Teilung eine Wand gebildet wird und in den beiden Tochterzellen darauf nur Kernteilung stattfindet. In diesem Falle liefert auch nur der untere Kern der chalazalen Dyade den Embryosack, der andere wird verdrängt und degeneriert. Dieselbe Erscheinung kann auch bei *Gyrostachys gracilis* und *cernua* vorkommen (PACE 1914).

4. Der achtkernige Embryosack

a) Vorbemerkungen

Wenn wir die typische Entstehung der Mikrosporen mit der Entstehung der Makrosporen vergleichen, die im vorigen Abschnitte besprochen wurde, so sehen wir, daß bei beiden subepidermale Zellen den Ausgangspunkt bilden. Eine tangentiale Wand teilt im allgemeinen die subepidermale Archesporzelle in eine äußere, Deckzelle (parietale Zelle) und eine innere sporogene Zelle. Von diesem Stadium an zeigen sich aber nun deutliche Unterschiede in der Entstehung des männlichen und weiblichen Gametophyten. In der Anthere erfahren die aus der Deckzelle hervorgehenden Schichten eine ganz besondere Ausbildung, die einerseits mit der Funktion der Antherenwand, andererseits mit der Ernährung des sporogenen Zellkomplexes zusammenhängt. Im Ovulum erfährt die parietale Zelle keine solche spezialisierte Weiterentwicklung; die aus ihr hervorgehenden Zellen unterscheiden sich nicht wesentlich von den übrigen Nuzelluszellen und die Größe des aus ihr entstehenden Zellkomplexes ist sehr verschieden; in zahlreichen Fällen ist die Deckzelle überhaupt unterdrückt. Die sporogenen Zellen der Anthere und des Ovulums zeigen ebenfalls ganz verschiedenes Verhalten; gemeinsam ist nur, daß aus ihnen Sporenmutterzellen hervorgehen, die durch die zwei Reduktionsteilungsschritte vier Sporen erzeugen. Während aber bei der Entwicklung der Mikrosporen eine Loslösung aus dem Gewebsverbande stattfindet, bleiben die Makrosporen mit den umgebenden Zellen innig verbunden und — ein zweiter wichtiger Unterschied — nur eine von ihnen erfährt eine Weiterentwicklung besonderer Art. Die Makrospore „erweist sich in jeder Beziehung als ein besonderes Bildungszentrum, durch welches sich der Anfang eines neuen Individuums kundgibt. Die Zellbildung . . . folgt einem neuen Gesetz und kann in keiner Weise als eine bloße Fortsetzung der zur Entwicklung des Eikerns¹⁾ gehörigen Zellbildung betrachtet werden“ (A. BRAUN 1857, S. 359).

¹⁾ = Nuzellus.

In der Entwicklung des Embryosackes bedeutet der Abschluß der Makrosporenbildung und der Auslese der fungierenden Makrospore eine wichtige Zäsur. Die beiden Kernteilungen, die zur Bildung der Makrosporen führen, sind Reduktionsteilungen; diejenigen, welche die Makrospore durchmacht, sind Äquationsteilungen haploider Kerne. Es hat zweifellos eine gewisse Berechtigung, die Zählung der Kernteilungsschritte, die zur Bildung des Embryosackes notwendig sind, mit der Makrospore und nicht mit der Makrosporenmutterzelle zu beginnen. Ohne daß wir auf die mit dieser Auffassung verbundenen Anschauungen an dieser Stelle eingehen, mag es genügen, wenn wir beim Entwicklungsgang des weiblichen Gametophyten nach dem sogenannten Normaltypus zwei Hauptphasen unterscheiden: die Makrosporenbildung, die im vorangehenden Abschnitt dieses Buches behandelt wurde, und die Embryosackbildung, die den Gegenstand dieses Abschnittes bildet.

Wir werden später sehen, daß es Entwicklungswege des Embryosackes gibt, bei denen diese beiden Phasen auf das innigste ineinandergreifen. Dennoch führen diese „Abnormaltypen“ zum Teil zu demselben Ergebnis, einem fertigen Embryosack, dem man seine Ontogenie nicht ansieht. Wenn wir es nun auch in diesem Kapitel nur mit dem Normaltypus zu tun haben, erscheint es doch empfehlenswert, die Ausgestaltung des Embryosackes, der sich nach dem Normaltypus gebildet hat, mit derjenigen bei anderen Typen gemeinsam zu besprechen. Es wäre sehr erschwerend und geradezu eine Künstelei, die Antipoden von *Lilium* oder *Scilla* getrennt von denen in Embryosäcken nach dem Normaltypus zu behandeln.

Dieser Abschnitt behandelt daher die normale Entwicklung und den Bau des weiblichen Gametophyten und die entsprechenden Erscheinungen der abnormalen Entwicklungstypen insoweit, als sie mit dem normalen übereinstimmen.

b) Die Keimung der Makrospore und die Bildung des Embryosackes.

Die Entwicklung bis zur Bildung der Mikrosporen und der Makrosporen zeigt so weitgehende Übereinstimmung, daß wir ohne weiteres die Homologie zwischen den einzelnen Teilungsschritten erkennen können. Die Entwicklung, die die beiden Sporen weiterhin durchmachen, läßt keinen parallelen Verlauf mehr erkennen. Die erste Teilung in der Mikrospore erzeugt zwei ungleich große, deutlich abgegrenzte Zellen, die große vegetative und die kleinere generative Zelle. Die erste Teilung der Makrospore ist auf den Kern beschränkt, es entstehen zwei Kerne, welche in der sich streckenden Zelle die beiden Enden aufsuchen und — wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — gleiches Aussehen und in ihrer weiteren Entwicklung ähnliches Verhalten zeigen¹⁾. Wir haben keine Berechtigung zu sagen, daß der erste Teilungsschritt

¹⁾ MANN (1893) gab an, daß im zweikernigen Embryosack von *Myosurus* eine Membran gebildet wird, welche den oberen Teil des Protoplasten mit dem mikropylaren Kern von dem größeren unteren trennt, der auch die große zentrale Vakuole enthält. Die Wandbildung soll in 50 % der Fälle auftreten. Es ist wohl sicher, daß diese Angabe unrichtig ist, denn keine neuere Untersuchung hat sie bestätigt. — Bei *Juncus squarrosus* sah BRENNER (1922), wenn der Kern des einkernigen Embryosackes sich teilte, eine dünne, später verschwindende Wand auftreten.

in der Mikrospore dem ersten Teilungsschritt in der Makrospore homolog ist, oder zu behaupten, daß von den beiden Kernen, die durch den ersten Teilungsschritt in der Makrospore entstehen, der eine dem generativen, der andere dem vegetativen Kerne des Pollenkornes entspricht. Der männliche und der weibliche Gametophyt machen eine vollkommen selbständige Entwicklung durch, die in ihren einzelnen Stadien keine Homologisierung gestattet. Zum Teil hängt diese Tatsache ganz gewiß mit den vollständig verschiedenen Lebensbedingungen beider zusammen. Der männliche Gametophyt ist ein selbständiger, von der Pflanze, auf der er entstanden, unabhängiger Organismus; der weibliche bleibt im Verband mit der Mutterpflanze, er verhält sich zum Teil wie ein Organ derselben. Eine weitere Ursache der tiefgreifenden Unterschiede in Bau und Entwicklung beider Gametophyten liegt in ihrer Stammesgeschichte. In dem Verlaufe derselben hat eine weitgehende Reduktion stattgefunden, welche jeden Parallelismus in der Ontogenie beider vollständig unterdrückt hat.

Beim Normaltypus macht der Kern der Makrospore drei aufeinanderfolgende Teilungsschritte durch, wodurch meist acht Kerne entstehen, von denen einer der Eikern ist. Diese Teilungen verlaufen in den meisten Fällen synchron. In manchen Fällen werden die Kernteilungen zum Teil verzögert oder unterdrückt und dadurch entstehen Modifikationen des Normaltypus, die weniger als acht Kerne enthalten. Im folgenden sollen zunächst die normalen drei Teilungsschritte besprochen werden.

Erster Teilungsschritt. Dieser wird meist eingeleitet durch eine Vergrößerung der Makrospore. Dieses Wachstum ist anfangs ganz unbedeutend und wird erst mit der Teilung des Kernes deutlicher. Aus der anfänglich annähernd isodiametrischen Makrospore geht der in der Längsrichtung gestreckte zweikernige Embryosack hervor. Diese Vergrößerung der Makrospore ist von Vakuolenbildung begleitet. Die zunächst im Zytoplasma auftretenden kleineren Vakuolen fließen in größere zusammen. Insbesondere finden wir allgemein zwischen den beiden zuerst gebildeten Tochterkernen, die wir als primären mikropylaren und primären chalazalen Kern bezeichnen, einen großen Saft Raum, welcher eine mikropylare Plasmapartie von einer chalazalen Plasmapartie trennt und seitlich nur von einer dünnen Plasmaschichte umschlossen ist. Sehr oft ist auch in dem chalazalen Zytoplasma ebenfalls eine ziemlich große Vakuole enthalten, so daß der primäre chalazale Kern von dem unteren Ende der Zelle oft ziemlich weit entfernt ist. Auf die Vakuolenbildung zwischen den beiden Kernen hat in neuerer Zeit RUTGERS (1923) besonderes Gewicht gelegt. Er gebraucht für die Keimung der Makrospore, neben dem gut charakterisierenden Ausdruck Polarisation auch die Bezeichnung Vakuolisierung¹⁾. Wenn wir bedenken, daß Vakuolenbildung in jeder wachsenden Zelle stattfindet, werden wir nicht in ihr, sondern in dem Wachstum der Makrospore das Wesentliche sehen.

¹⁾ Nicht synonym sind die Ausdrücke Vakuolisierung und Polarisation für CHIARUGI (1927) und zwar geht nach diesem Autor die Vakuolisierung, d. i. ein mit Vakuolenbildung verbundenes Wachstum der Teilung des Makrosporenkernes voraus, während sich die Polarisation, d. i. die polare Orientierung aus der Teilung des Makrosporenkernes ergibt.

Der primäre mikropylare und der primäre chalazale Kern haben in der Regel gleiche Größe und gleichen Bau. Deutliche Unterschiede hat SOUÈGES (1912) bei *Adonis autumnalis* beschrieben und zwar besitzt der mikropylare größere Dimensionen, einen größeren Nukleolus und eine lockerere Verteilung des Chromatins als der chalazale. Diese Unterschiede werden auch bei den folgenden Teilungsschritten beibehalten. Ähnliches Verhalten zeigen auch nach SVENSSON (1925) die zweikernigen Embryosäcke von *Lycopsis arvensis*, *Echium plantagineum*, *Asperugo procumbens* und *Lithospermum officinale*.

Zweiter Teilungsschritt. Dieser erfolgt so wie der nächste in den meisten Fällen synchron. Eine Ausnahme von dieser Regel bilden vor allem die später zu besprechenden Fälle, wo in der antipodalen Region durch Hemmung der Teilung eine Verminderung der antipodalen Kerne bedingt ist. Das entgegengesetzte Verhalten, daß nämlich in der mikropylaren Gegend die Kernteilung gegenüber der chalazalen nachhinkt, ist weit seltener und kommt nach HIMMELBAUR (1926) oft bei *Crocus sativus* vor und wird ferner von SVENSSON (1925, S. 77) für *Echium plantagineum* angegeben. In letzterem Falle besteht wahrscheinlich ein Zusammenhang mit der Kerngröße, indem die mikropylaren Kerne nach SVENSSON 10—20 mal größer sind als die chalazalen.

Die vier Kerne, welche durch den zweiten Teilungsschritt entstehen, bleiben durch die große zentrale Vakuole getrennt an den Polen des Embryosackes. Ihre Stellung ist im übrigen äußerst verschieden und hängt von den Raumverhältnissen ab. Bei genügender Breite des Embryosackes liegen sie nebeneinander; in schmäleren Enden müssen sie hintereinander liegen.

Vor und nach dem zweiten Teilungsschritt findet, wie es scheint, in der Regel das stärkste Wachstum des Embryosackes in der Längsrichtung statt, womit auch eine Ausdehnung in die Breite, soweit es die Umgebung gestattet, verbunden ist (vgl. SCHNARF 1917a, 1921a, 1921b, 1924). Die Streckung und Erweiterung vollzieht sich gleichzeitig mit einer Auflösung der benachbarten Elemente des Nuzellus und allenfalls des anliegenden Integumentes. Bei tenuinuzellaten Samenanlagen wird gewöhnlich gleich nach der Fertigstellung des zweikernigen Stadiums die Epidermis des Nuzellus aufgezehrt. Dieser Resorption geht ein Absterben der Epidermiszellen voraus. Bei den Valerianaceae beobachtete ASPLUND (1920), daß die Degeneration der Epidermiszellen seitlich beginnt und nach oben fortschreitet. Der Nuzellusscheitel persistiert etwas länger als die Seitenteile. Ähnliches Verhalten wird bei *Silphium* (MERRELL 1900) und *Verbena* (KANDA 1920) angegeben. Bei den Labiaten (SCHNARF 1917a) beginnt die Desorganisation der Epidermiszellen an einer Stelle seitlich und unterhalb der Nuzellusspitze und hier bricht der sich streckende Embryosack durch; der Nuzellusscheitel wird darauf von diesem zur Seite gedrängt. Einen solchen Vorgang hat auch HÅKANSSON (1923) bei verschiedenen Umbelliferen gesehen.

Dritter Teilungsschritt. Die vier Teilungsspindeln, die auch hier meistens gleichzeitig auftreten, haben insofern in der Literatur besondere Beachtung gefunden, als die beiden mikropylaren wiederholt in rechtem Winkel zueinander gestellt angetroffen wurden. Diese Spindelstellung wurde von STRASBURGER (1878, S. 33) bei *Monotropa hypopitys*

und (1879, S. 19) bei *Allium fistulosum* gesehen und seither häufig wiedergefunden und abgebildet. Diese Erscheinung ist vielleicht nur in entwicklungsmechanischen Ursachen begründet. PORSCH (1907) erörtert sie jedoch vom Standpunkt seiner Archegontheorie und weist auf die Möglichkeit hin, daß sich diese Spindelstellung „mit homologen Vorgängen im Gymnospermenarchegon deckt“. Aus diesem Anlaß sollen hier noch weitere Beispiele angeführt werden; sie sollen zeigen, daß die rechtwinklige Spindelstellung wenigstens am mikropylaren Ende in sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftritt. Auf Vollständigkeit kann diese Liste kaum Anspruch machen.

Rechtwinklige Stellung im mikropylaren Teil des Embryosackes wurde angetroffen bei: *Ranunculus multifidus* (COULTER 1898), *Adonis autumnalis* (SOUEGES 1912), *Alchemilla alpina* (MURBECK 1901a), *Helianthemum alpestre* (CHIARUGI 1925, Fig. 141), *Entelea palmata* (STENAR 1925b, Fig. 101), *Saurauia napaulensis* (SCHNARF 1924), *Villarsia reniformis* (STOLT 1921, Fig. 104), *Epiphegus Virginiana* (COOKE und SHIVELY 1904), *Eupatorium ianthinum* (HOLMGREN 1919), *Adenostyles albifrons* (LANGLET 1925), *Tanacetum vulgare* (PALM 1915, Fig. 32b), *Pyrethrum partheniifolium* (PALM 1915, Fig. 38a), *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* (CARANO 1921, Fig. 121), *Erythronium albidum* (SCHAFFNER 1901), *Lilium philadelphicum* (COULTER, CHAMBERLAIN und SCHAFFNER 1897), *Trillium grandiflorum*, *Paris quadrifolia* (ERNST 1902)¹⁾, *Paphiopedium insigne* (AFZELIUS 1916), *Orchis morio* (AFZELIUS 1916), *Gyrostachys gracilis* (PACE 1914, Fig. 27).

Hierzu ist jedoch noch hinzuzufügen, daß in diesen Fällen wohl die Stellung der Spindeln untereinander die rechtwinklige ist, daß aber die Stellung zur Achse des Embryosackes eine verschiedene sein kann. Bisweilen ist die eine Spindel in der Längsrichtung des Embryosackes und die andere daher genau quer dazu eingestellt. Es dürfte aber eher häufiger vorkommen, daß die beiden Spindeln schräg zur Achse des Embryosackes liegen. In manchen Fällen wurde ferner beobachtet, daß nicht nur je zwei Schwesterkerne durch Spindelfasern verbunden sind, sondern kinoplasmatische Fäden auch zwischen Kernen auftreten, die nicht Schwesterkerne sind. Bei *Erythronium* bildet SCHAFFNER ein Stadium ab, wo alle vier eben gebildeten Kerne durch kinoplasmatische Faserzüge so untereinander verbunden sind, wie es bei den Mikrosporenkernen häufig beobachtet wurde.

Die rechtwinklige Stellung der beiden mikropylaren Spindeln ist gewiß häufig zu finden. Eine deutlich andere Stellung ist jedoch auch beschrieben oder abgebildet, z. B. bei *Malva palmata* (STENAR 1925b), *Valeriana officinalis* (ASPLUND 1921, Fig. 33), *Lagenaria lagenaria* KIRKWOOD 1904), *Gyrostachys cernua* (PACE 1914, Fig. 49). In manchen Fällen läßt sich aus den Abbildungen kein sicheres Urteil über die Spindelstellung fällen. Hinsichtlich der Stellung der beiden chalazalen Spindeln, die in fast allen Fällen gleichzeitig mit den mikropylaren auftreten, ist hervorzuheben, daß bei ihnen die rechtwinklige Stellung vielfach nicht deutlich festzustellen ist, in einigen Fällen ist sie aber auch beobachtet, z. B. bei *Gymnadenia conopea* (WARD 1880a).

¹⁾ Bei diesen beiden Arten ist die rechtwinklige Stellung bald vorhanden, bald fehlt sie.

Die drei Teilungsschritte folgen im allgemeinen sehr rasch aufeinander und darauf beruht es wohl, wenn z. B. MURBECK (1901a) bei *Alchemilla acutangula* nach jedem Schritte eine Abnahme der Kerngröße feststellen konnte. Dafür, daß die zweite und dritte Teilung ganz besonders rasch aufeinanderfolgen, wie PORSCH (1907, S. 24) meint, fehlen uns sichere Beweise.

Das Ergebnis der drei Teilungsschritte ist ein achtkerniger Gametophyt von folgendem Aussehen: eine in der Längsrichtung mehr oder weniger gestreckte Zelle enthält in der mikropylaren und chalazalen Plasmaanhäufung je vier freie Kerne. In der Mitte liegt eine große Vakuole. Nur in seltenen Fällen fehlt diese und dann ist der ganze Embryosack von Zytoplasma erfüllt. Es handelt sich da meist um sehr kleine Embryosäcke, die während ihrer Entwicklung nur eine sehr unbedeutende Größenzunahme erfahren haben. Solche vollständig von Plasma erfüllte Embryosäcke sind z. B. beobachtet worden bei *Vicia americana*, *Medicago sativa* (MARTIN 1914), *Tricyrtis hirta* (IKEDA 1902), *Eranthis hiemalis* (DAHLGREN 1924). Hierher gehören auch eine Anzahl der von KIRKWOOD (1905) untersuchten Cucurbitaceae.

Während im zwei-, vier- und achtkernigen Stadium die Kerne in der Regel keine Unterschiede zeigen (auch in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe; vgl. RACIBORSKI 1893), kommt es nach Eintritt der Zellbildung zur Differenzierung hinsichtlich des Aussehens, der Größe und des färberischen Verhaltens.

Die Zellbildung geht im chalazalen und mikropylaren Teile des jungen Embryosackes nicht immer gleichzeitig vor sich. HOFMEISTER (1861, S. 676) gibt an: die Antipoden „werden — wenn überhaupt — früher ausgebildet als die Keimbläschen. Sie sind bereits völlig entwickelte Zellen zu einer Zeit, wo die Keimbläschen nur als schlecht begrenzte Ballen von Protoplasma erscheinen“. Er führt *Zostera marina*, *Crocus vernus* und *Iris pumila* als Belege dafür an. Ein solches Vorausschreiten der Zellbildung in der Antipodenregion gegenüber dem Eiapparat wurde auch in neuerer Zeit in verschiedenen Fällen beobachtet, z. B. bei *Lithospermum officinale* (SVENSSON 1925), *Centranthus ruber*, *Valeriana alliariifolia* (ASPLUND 1920, S. 33), *Gentiana campestris*, *Erythraea centaurium* (STOLT 1921, S. 15), *Eupatorium cannabinum* (HOLMGREN 1919) und in dem hier (Abb. 13) als Beispiel einer vollkommen normalen Embryosackentwicklung benützten Falle von *Polygonum Persicaria* (vgl. Fig. 10—13). In anderen Fällen setzt jedoch die Zellbildung an beiden Polen gleichzeitig ein.

Über die Art der Wandbildung liegen verhältnismäßig sehr wenig Beobachtungen in der Literatur vor. Nach D. M. MOTTIER (1898a, S. 140) treten zwischen den vier mikropylaren Kernen des Embryosackes von *Lilium martagon* im Zytoplasma Strahlenstrukturen auf und in diesen plasmatischen Fäden werden Zellplatten angelegt und zwar zwischen allen vier Kernen gleichzeitig, so daß drei Zellen mit allseitiger Umgrenzung, Synergiden und Eizelle entstehen; der vierte Kern wird nur auf einer Seite von einer Wand umschlossen, nämlich gegen den Eiapparat zu. Dieselbe Art der Zellbildung hat in neuerer Zeit FRISENDAHL (1912) bei *Myricaria germanica* beschrieben und abgebildet. Nach MOTTIER werden bei *Lilium martagon* in der Antipodenregion auf dieselbe Weise Zellen gebildet. Wir sehen somit, daß in diesen Fällen die Zellbildung an den

beiden Enden des Embryosackes etwa so vor sich geht, wie in einem nuklearen Endosperm, wenn es zur Wandbildung schreitet, nämlich simultan durch Vermittlung von Zellplatten.

Es erscheint aber bei der geringen Zahl der diesbezüglichen Beobachtungen unsicher, ob die beschriebene Art der Zellbildung im Embryo-

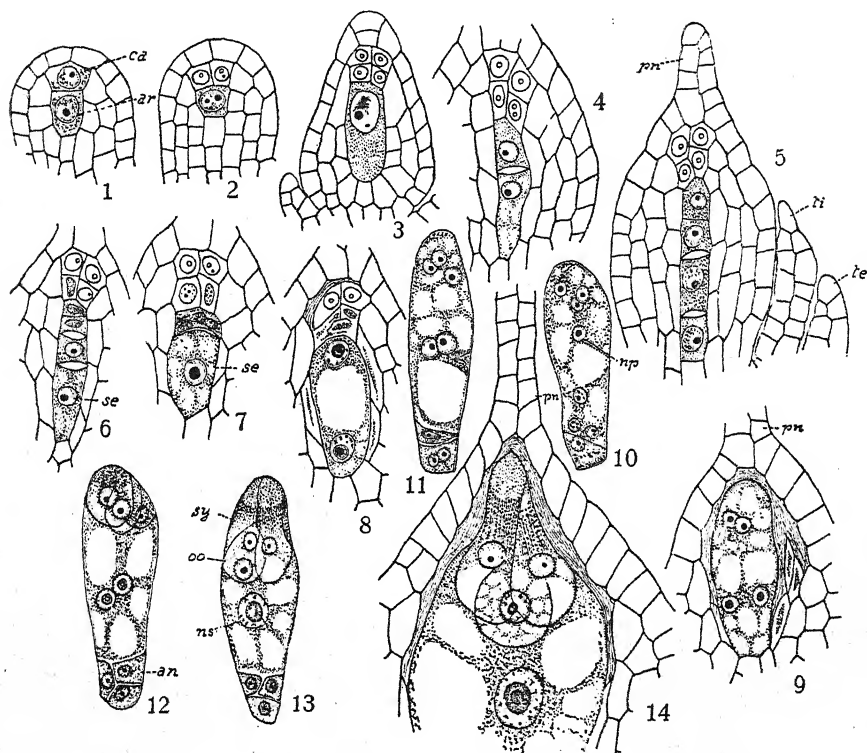


Abb. 13. Entwicklung des Embryosackes von *Polygonum Persicaria*. Fig. 1. Arche-sporzelle in Deckzelle (*ca*) und Embryosackmutterzelle (*ar*) geteilt. — Fig. 2. Deckzelle geteilt. — Fig. 3. Weitere Teilung der Deckzelle; Embryosackmutterzelle im Synapsisstadium; Bildung des Nuzellarfortsatzes durch Teilung der Epidermis eingeleitet. — Fig. 4. Embryosackmutterzelle in zwei Zellen geteilt. — Fig. 5. Tetraden ausgebildet; Nuzellarfortsatz (*pn*) entwickelt; *te* und *ti* weisen auf den Entwicklungszustand des äußeren und des inneren Integumentes. — Fig. 6. Beginnende Degeneration der mikropylaren Makrosporen. — Fig. 7. Die chalazale Makrospore vergrößert. — Fig. 8. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 9. Vierkerniger Embryosack; Zellen der Umgebung desselben degeneriert. — Fig. 10. Achtkerniger Embryosack; *np* Polkerne. — Fig. 11. Polkerne aneinander liegend; Antipodenzellen sind bereits gebildet. — Fig. 12. Zellbildung auch im Eiapparat durchgeführt. — Fig. 13. Fertiger Embryosack; *sy* Synergiden, *oo* Eizelle, *ns* sekundärer Embryosackkern. — Fig. 14. Nuzellusspitze mit Nuzellarfortsatz (*pn*) und dem oberen Teile des Embryosackes. — Nach SOUÈGES. Vergr. 560 fach.

sack allgemein bei den Angiospermen vorkommt. In jüngster Zeit hat STENAR (1925b, S. 63) einen Fall dargestellt, wo die Zellbildung in anderer Weise vor sich zu gehen scheint. Dieser Autor bildet einen achtkernigen Embryosack von *Entelea palmata* ab, wo eben die Zell-

bildung beginnt. Am mikropylaren und am chalazalen Ende ist erst je eine quergestellte Wand entstanden, die einerseits zwei mikropylare Kerne — wohl die späteren Synergiden —, andererseits zwei antipodiale Kerne von der großen vierkernigen Mittelzelle trennt. Hier ist zunächst die symmetrische Gleichheit, mit der die Wandbildung an den Polen einsetzt, von Interesse, vor allem aber die Art der Wandbildung, die jedenfalls nicht simultan vor sich geht. Ob diese beiden Wände mit oder ohne Zellplatte entstanden sind, wissen wir nicht. Bei der weiteren Ausgestaltung des Embryosackes von *Entelea* wird die an jedem Ende befindliche zweikernige Zelle durch eine Längswand geteilt und je einer der freien Kerne der großen vierkernigen Zelle mit deutlich umgrenztem Eigenplasma umgeben, so daß drei Antipodenzellen und ein dreizelliger Eiapparat vorhanden sind. Als interessantes Übergangsstadium bildet STENAR auch ein Stadium ab, wo zwei Antipodenzellen und ein darüberliegender noch freier Antipodenkern vorhanden sind. Auch sonst gibt es in der Literatur vereinzelt Bilder, welche darauf hinweisen, daß die Begrenzung der drei Zellen am mikropylaren und chalazalen Pol nicht auf einmal stattfindet, wo zum Beispiel Stadien abgebildet werden, die nur zwei Zellen und einen freien Kern enthalten, ohne daß jedoch die Autoren auf die Frage nach der Art der Wandbildung näher eingegangen wären. Jedenfalls zeigen diese Ausführungen, daß unsere Kenntnisse über die Zellbildung im Embryosack in mancher Hinsicht unsicher und unvollständig sind.

Eine andere Frage, die von sehr großer Bedeutung ist, ist die, ob beliebige Kerne die einzelnen Zellen des fertigen Embryosackes bilden oder ob bestimmte Kerne auch bestimmte Zellen bilden. In der chalazalen Vierergruppe spielt diese Frage keine Rolle, da hier nur drei Zellen von im allgemeinen gleichartigem Aussehen, die Antipoden, und ein freier Kern, der untere Polkern, gebildet werden. Es ist klar, daß zwei Antipodenkerne Schwesterkerne des letzten Teilungsschrittes sind und ebenso der dritte Antipoden- und der untere Polkern. Am mikropylaren Ende des Embryosackes aber finden wir zwei im fertigen Zustande leicht kenntliche Zellen, die Synergiden, die von ihnen deutlich verschiedene Eizelle und den oberen Polkern. Für einige Fälle wurde es nun durch die Untersuchungen STRASBURGERS (1879), A. FISCHERS (1880), GUIGNARDS (1881a, 1884), D. M. MOTTIERS (1898a) festgestellt, daß die Synergiden Schwesterkerne sind und ebenso der Ei- und der obere Polkern. Dasselbe wurde in jüngster Zeit auch für *Adenostyles* und *Tussilago* bewiesen (LANGLET 1925). Wenn auch die Zahl dieser Fälle gering ist, müssen wir andererseits betonen, daß es innerhalb des Normaltypus der Angiospermen keinen Fall gibt, in welchem sicher nachgewiesen wäre, daß die Synergiden keine Schwesterkerne sind. Den direkten positiven Beweis zu führen ist allerdings oft sehr schwer, wenn nicht eine sehr vollständige Reihe von Stadien vorliegt. Manchmal bietet der Umstand einen guten Anhaltspunkt, daß die beiden mikropylaren Kernpaare durch ihre Größe verschieden sind, wie bei *Burmannia Championii* (ERNST und BERNARD 1912a), *Adonis autumnalis* (SOUÈGES 1912) oder *Alchemilla* (MURBECK 1901a). Die Ansicht SCHÜRHOFFS (1919a, 1922c) von der verschiedenen Wertigkeit der beiden Synergiden findet in der Ontogenie nach unseren jetzigen Kenntnissen keine Stütze (vgl. diesbezüglich auch LANGLET 1925).

Wir haben oben hervorgehoben, daß bereits mit der Keimung der Makrospore eine Vergrößerung und insbesondere eine Längsstreckung verbunden ist, und dann ferner, daß das Wachstum des jungen Embryosackes namentlich in der Zeit um den zweiten Teilungsschritt herum in der Regel sehr bedeutend ist. Es soll nun noch auf einige andere Wachstumserscheinungen hingewiesen werden.

Auffallendes Wachstum ist zunächst bei *Casuarina* beschrieben worden (TREUB 1891, FRYE 1903). In der chalazalen Gegend derjenigen Makrosporen, welche sich zu Embryosäcken entwickeln, treten während des zwei-, vier- oder achtkernigen Stadiums schlauchförmige Verlängerungen auf, die in die Chalaza hinabwachsen (Abb. 12), und dasselbe

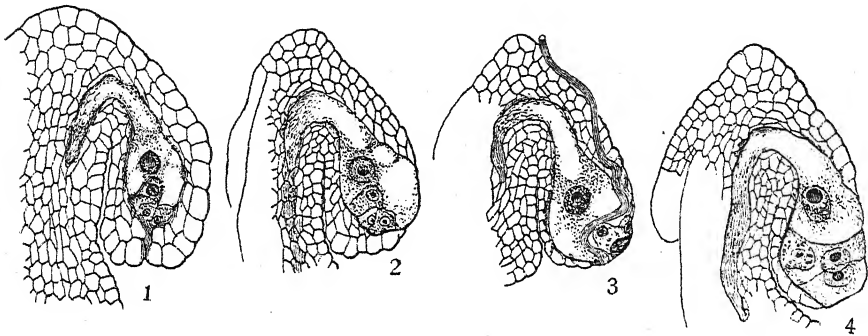


Abb. 14. *Thesium divaricatum*. Fig. 1. Samenanlage mit fertigem Embryosack; zwei Synergiden, Eizelle (durch den größeren Zellkern und die seitliche Anheftung kenntlich) sekundärer Embryosackkern; das antipodiale Ende des Embryosackes, in welchem keine Antipoden mehr zu sehen sind, ist in einen umgebogenen schlauchförmigen Fortsatz ausgewachsen. — Fig. 2. Der Embryosack hat den Nuzellus an einer Seite aufgelöst. — Fig. 3. Ein Pollenschlauch hat die Eizelle erreicht und eine Synergide desorganisiert. — Fig. 4. Endospermbildung nach der Befruchtung; der chalazale Fortsatz des Embryosackes stark verlängert. Nach GUIGNARD. Vergr. 380 fach.

ist bei *Betulaceae* und *Fagaceae* beobachtet worden (BENSON 1894). Ähnliches Wachstum, und zwar nicht nur in die Chalaza hinab, sondern auch tief in die Plazenta hinein, ist durch GUIGNARD (1885 b) bei den *Santalaceae* bekannt geworden (vgl. Abb. 14). Bei diesen kommt es auch zu einer Streckung in entgegengesetzter Richtung, wobei das mikropylare Ende des Embryosackes aus dem Nuzellus heraus und in die Fruchtknotenhöhle hineindringt.

Daß der Embryosack bei der Verlängerung in die Richtung gegen die Mikropyle zu vorstößt, ist das gewöhnliche und im Bau der Samenanlage begründete Verhalten. Diese besitzt in der Chalazagegend die Hypostase oder ein dieser ähnliches Gewebe, das der Auflösung einen Widerstand entgegensetzt. Dieses Vorstoßen erfolgt gewöhnlich im zweibis vierkernigen Stadium, mehr ausnahmsweise im einkernigen wie bei *Anthemis tinctoria* (HOLMGREN 1915) und bei einem Teile der *Rubiaceae*. Bei *Vaillantia hispida* z. B. (vgl. LLOYD 1902) wächst die erkorene Makrospore aus dem Makrosporenkomplex heraus, durchbricht die Epidermis des Nuzellus, dringt in die Mikropyle hinein und wächst erst dort zum Embryosacke aus; ähnliches Verhalten zeigt *Coffea* (v. FABER

1912) und andere Gattungen, wogegen sich bei *Houstonia* und *Richardsonia* der Embryosack in situ entwickelt. Bei den Galieae werden in der Regel die obersten Makrosporen zum Embryosack; wenn tieferliegende Makrosporen keimen, kann eine ganz abnorme Wachstumsrichtung des Embryosackes zustande kommen, wie es LLOYD bei *Asperula montana* beobachten konnte. Hier fand er z. B. eine Samenanlage mit einem Embryosacke, der sich ganz normal in der Mikropyle entwickelte, und einem zweiten im Funikulus. Eine andere Samenanlage enthielt drei Embryosäcke in der Mikropyle und zwei im Funikulus. Andererseits konnte LLOYD bei dieser Pflanze, deren Makrosporen mit ganz besonderer Wachstumsenergie begabt zu sein schienen, auch einen Fall beobachten, wo ein normal zur Entwicklung gelangter Embryosack aus der Mikropyle herauswuchs, so daß er zwischen Integument und Perikarp zu liegen kam, ein Verhalten, das an dasjenige von *Torenia*, *Philadelphus*, *Utricularia*, *Pentaphragma* erinnert (vgl. Seite 56). Als Ausnahmerscheinung ist es ferner bei *Berteroa incana* (STRASBURGER 1877, S. 468) gesehen worden. Verkehrt, d. i. in die Chalaza hineinwachsende Embryosäcke, die über das einkernige Stadium bereits hinaus waren, sind auch bei einigen anderen Pflanzen als Abnormität beobachtet worden, so bei *Alchemilla pastoralis* (MURBECK 1902 a), *Erigeron glabellus* (CARANO 1920, 1921), *Cardamine bulbifera* (SCHWARZENBACH 1922), *Seseli gracile* (HÄKANSSON 1923). Der letztgenannte Autor (1923, S. 68) macht dazu die zutreffende Bemerkung: „Diese alle haben ein mehrzelliges Archespor und eine große Zahl von Makrosporen. Es ist möglich, daß der Druck der oben liegenden Sporen eine Zeitlang das Aufwärtswachsen der keimenden Makrospore verhindert hat, wodurch ein Wachstum in entgegengesetzter Richtung bisweilen ausgelöst wurde.“

In Samenanlagen mit großem Nuzellus wächst der Embryosack im allgemeinen nur so weit, daß zum mindesten die Epidermis des Nuzellus¹⁾ völlig erhalten bleibt. Bisweilen wird aber auch ein großer Nuzellus an der Spitze durchbrochen und das obere Ende des Embryosackes wächst in die Mikropyle hinein, so bei *Populus* (GRAF 1921), *Salix* (CHAMBERLAIN 1897), *Neurada procumbens* (MURBECK 1916; vgl. Abb. 6, Fig. 9), *Sanguisorba*, *Agrimonia* (A. FISCHER 1880). Bei *Phaseolus* wird ebenfalls der Nuzellus oben durchbrochen, bemerkenswert ist nur, daß dabei die Epidermispartie nicht resorbiert, sondern von dem sich streckenden Embryosack abgehoben wird und eine Zeit lang als Haube auf diesem erhalten bleibt (WEINSTEIN 1926).

Über eine mit dem intensiven Wachstum, welches meist der Embryosack erfährt, innig zusammenhängende Frage, nämlich die, ob der sich stark vergrößernde Embryosack noch seine eigene ursprüngliche Membran besitze, gibt uns eigentlich weder die ältere noch die neuere Literatur befriedigende Auskunft. DRUDE (1877), der diese Frage wohl zuerst und fast vereinzelt aufgeworfen hat, sagt: „Bei den Palmen scheint es allgemein so zu sein, daß ich die Wandung des Embryosackes aus Membranen gebildet fand, welche deutlich Reste der absorbierten Nuzelluszellen waren und nun inhaltslos und gewissermaßen abgestorben, nebeneinander in Gestalt einer dünnen Lamelle gelagert

¹⁾ Die Epidermis des Nuzellus von *Castalia odorata* und den tropischen Arten dieser Gattung weist verdickte Wände auf (COOK 1906).

den Hohlraum des Embryosackes von den Integumenten abschieden.“ Danach hat also bei den Palmen der fertige Embryosack nicht mehr dieselbe Wandung um sich, die ihn im einzelligen Stadium umkleidete; diese ist bei seinem Wachstum verschwunden und seine Grenze bilden die Wandungen von Zellen, die ursprünglich nicht mit ihm in Berührung standen. Dasselbe dürfte wohl sicher für alle Embryosäcke gelten, die ein starkes Wachstum während ihrer Entwicklung erfahren, und das sind weitaus die meisten. Beobachtungen, wann und wie der Verlust der ursprünglichen Embryosackmembran eintritt, fehlen. (Vgl. auch HANNIG 1911, S. 345).

Die Gestalt des fertigen Embryosackes ist außerordentlich verschieden und wird in erster Linie durch die Raumverhältnisse beeinflusst. Breite Embryosäcke finden wir daher im allgemeinen in krassinuzellaten Samenanlagen, schmalere gehen aus tenuinuzellaten hervor. In kampylotropen und amphitropen Samenanlagen sind langgestreckte Embryosäcke der Form des Nuzellus entsprechend gekrümmt. Hierher gehören z. B. viele Cruciferae oder der von PERROT und GUÉRIN (1903) beschriebene U-förmige Embryosack von *Alhucandria dumosa*. Weniger verständlich erscheint die ebenfalls U-förmige Gestalt des Embryosackes von *Balanophora*, vielleicht am ehesten verständlich im Hinblick darauf, daß auch bei den verwandten Familien der Loranthaceae und Santalaceae ähnlich gekrümmte Samenanlagen vorkommen (vgl. Abb. 14). *Balanophora* hält an der phylogenetisch erworbenen Form des Embryosackes fest, wenn auch die Samenanlage die weitgehendste Reduktion erfahren hat (vgl. ERNST 1914 und die dort angeführte Literatur). Eine ganz merkwürdige Gestalt hat der Embryosack von *Veltheimia* (HOFMEISTER 1861, STIFFLER 1925). Von der breiten mikropylaren Region gehen zwei Schenkel in die Tiefe des Nuzellus hinab; sie haben ungleiche Länge. Der kürzere Schenkel ist das ursprüngliche chalazale Ende des Embryosackes, der längere ist ein sekundärer Auswuchs, der neben jenem in die Tiefe wächst. Ähnliche Bildungen auch bei *Fourcroya altissima* und *Curculigo* nach SCHLIMBACH (1924); vgl. auch die Angaben KARSTENS (1891) über *Bruguiera*, wo ein Auswuchs des Embryosackes das innere Integument durchbohrt, welches schließlich aufgezehrt wird. Derartige Formen des Embryosackes führen zu denjenigen Bildungen hinüber, die wir als Haustorien bezeichnen und an anderer Stelle besprechen werden.

Von großer Bedeutung für das Verständnis der Form, die der Embryosack im Verlaufe seiner Entwicklung annimmt, sind die Kutikularhäute des Ovulums. Namentlich die Innenkutikula wirkt vielfach als Schranke, über welche hinaus sich der Embryosack wenigstens eine bestimmte Zeit hindurch nicht ausdehnen kann. Bei den tenuinuzellaten Samenanlagen von Labiatae, Scrophulariaceae, Gesneriaceae und verwandten Familien erscheint das Wachstum des Embryosackes, nachdem die Epidermis des Nuzellus aufgezehrt ist, durch die Innenkutikula beschränkt und dadurch kommt eine langgestreckte schmal-zylindrische Form zustande. Nur in der Gegend der Mikropyle verschwindet sehr oft die Innenkutikula und dann ist dort der Embryosack mehr oder weniger stark verbreitert (vgl. insb. SCHNARF 1917a, SCHMID 1906). Ganz anders sind die Verhältnisse bei den Boraginaceae. Junge Ovula zeigen eine im Vergleich mit dem kurzen Nuzellus sehr mächtig entwickelte Chalazaregion und in dieser bildet sich der Embryosack zu

seiner durch keine Innenkutikula gehemmten, außerordentlich variablen Form aus. Bei den Eritrichieae, ferner bei *Mertensia*, *Lithospermum* und *Cerinthe* ist diese zunächst lang und sehr schmal und wird erst später breiter. *Onosma echioides* hat zur Zeit der Befruchtung einen kugeligen, später langgestreckt-sphäroidisch werdenden Embryosack. Bei den Cynoglosseae ist dieser in dem mikropylären Teil stark erweitert und wird erst später auch im unteren Teil breiter. *Myosotis* hat anfangs einen sphäroidischen Embryosack, der sich dann erweitert und namentlich gegen den Funikulus zu ausbuchtet. *Myosotis* führt über zu *Lycopsis arvensis* und anderen Anchuseae, wo der Embryosack anfangs eiförmig ist. Später entsteht eine gegen den Funikulus zu gerichtete Ausbuchtung, der „laterale Divertikel“, der senkrecht zur ursprünglichen Achse des Embryosackes steht. Dieser laterale Divertikel wird schließlich viel mächtiger als der ursprüngliche Embryosack, in ihm beginnt die Endospermabildung und er könnte, wenn seine Geschichte nicht bekannt wäre, für das chalazale Ende des Embryosackes gehalten werden (vgl. SVENSSON (1922, 1923a, b, c, 1925).

c) Der Bau des fertigen Embryosackes

Während die im vorigen Abschnitt besprochenen Entwicklungszustände sehr rasch aufeinander folgen, besitzt der Embryosack, in welchem die Zellbildung stattgefunden hat, eine gewisse Beständigkeit. Die Dauer dieses Zustandes ist sehr verschieden und hängt vor allem von dem Umstande ab, ob und wann die Befruchtung stattfindet. Wenn wir diese Verhältnisse vom ökologischen Standpunkt betrachten, können wir sagen, daß sich die Pflanze gewissermaßen beeilt, möglichst rasch denjenigen Entwicklungszustand herzustellen, der die wichtigste Funktion des weiblichen Gametophyten — die Erzeugung einer neuen diploiden Generation — ermöglicht. In diesem Zustand erwartet der weibliche Gametophyt den von äußeren Umständen abhängigen Befruchtungsvorgang.

Der fertige Embryosack zeigt die schon bei der Keimung der Makrospore angelegte Polarität. Wir finden am mikropylaren Pol drei Zellen, den Eiapparat, am chalazalen ebenfalls meist drei Zellen, den Antipodialapparat und zwischen beiden eine große, eine Zeitlang zweikernige Zelle, die von NAWASCHIN (1909) als Endospermanlage bezeichnet wird. Letztere ist in den meisten Fällen der größte Teil des Embryosackes, doch unterliegt die relative Größe der drei Teile beträchtlichen Schwankungen. Auch bei derselben Art ändert sie sich mit dem Alter des Embryosackes und dessen Wachstum beruht in erster Linie auf der Erweiterung der Endospermanlage.

Umgekehrte Polarität kommt vor, hat aber immer den Charakter einer Abnormität. TÄCKHOLM (1915) fand bei *Fuchsia „Marinka“* unter anderen Unregelmäßigkeiten einen Embryosack, dessen Eiapparat am chalazalen Ende lag. Bei *Rhapalocnemis phalloides* sah LOTSY (1901) einen Embryosack, in welchem eine Antipodenzelle am mikropylaren Ende lag und der Eiapparat seitlich angeheftet war. Bei *Lindelia longiflora* kommt es nach SVENSSON (1925) vor, daß der Eiapparat bisweilen weit vom Endostom entfernt ist; in einem Falle lag der Eiapparat in der Chalazagegend und Antipoden waren nicht zu sehen, wahrscheinlich

schon verschwunden. Verkehrt orientierte Embryosäcke fand schließlich auch PACE (1913) vereinzelt bei *Atomosco texcana*¹⁾.

Gegenüber dem männlichen Gametophyten, wie er uns im reifen Pollenkorn vorliegt, zeigt der Inhalt des Embryosackes einen bemerkenswerten Unterschied, indem er nämlich meist außerordentlich reich an Zellsaft ist, dessen Konzentration an osmotisch wirksamen Stoffen gering zu sein scheint. Der plasmolytische Grenzwert liegt bei *Torenia* auffallend niedrig. Diesbezügliche Angaben stammen von LLOYD (1916), welcher feststellte, daß hier gegenüber der Endospermanlage und dem Eiapparat bereits 0,1 G.M. KNO_3 hypertonisch ist. Sonstige Angaben über osmotische Werte des Embryosackinhaltes scheinen leider noch zu fehlen. —

Der Eiapparat besteht in seiner typischen Ausbildung aus drei Zellen, von denen sich zwei durch ihre Lage und ihren Inhalt leicht von der dritten unterscheiden lassen. Schon HOFMEISTER (1858) kennt die birnförmigen Gehülfinnen und unterscheidet sie mit Sicherheit von der Eizelle, die tiefer als diese angeheftet ist, und wiederholt betont er, daß das von der Mikropyle entfernteste Keimbläschen zum Embryo auswächst. Die typische Ausbildungsweise der Zellen des Eiapparates ist nun folgende: Die spitzen Enden der beiden birnförmigen Synergiden schließen sich an den Scheitel des Embryosackes an, während ihre abgerundeten in den Hohlraum derselben hineinragen. Die Eizelle ist unterhalb der Synergiden an einer Stelle der Embryosackwand befestigt. Sie ist ebenfalls meist birnförmig, nur ist das spitze Ende der Birnform durch eine zu ihrer Achse schief liegende Fläche — eben die Anheftungsfläche an der Wand des Embryosackes — abgestumpft. Ihr rundes Ende ragt ebenfalls in den Embryosack hinein und liegt in der Regel etwas tiefer als das der Synergiden. Unter diesen Umständen trifft eine Reihe von dünnen Querschnitten durch den Scheitel des Embryosackes zunächst nur die beiden Synergiden, etwas tiefer sind drei Zellen getroffen und zwischen ihnen liegen drei Scheidewände, von denen eine den Synergiden gemeinsam ist und die beiden andern die Eizelle und je eine Synergide trennen. Längsschnitte durch den Eiapparat werden je nach der Richtung verschieden ausfallen. Häufig abgebildet werden von den Autoren wegen ihres typischen Aussehens solche, welche die beiden Synergiden ganz zeigen und unter diesen ist das untere Ende der Eizelle sichtbar; ferner solche, die die ganze Eizelle samt ihrer Anheftungsstelle getroffen haben, und die zeigen die beiden Synergiden übereinanderliegend, falls der Schnitt dick genug ist. Wir können die erstere dieser beiden Schnittrichtungen als frontal, die letztere als sagittal bezeichnen. Der Sagittalschnitt verläuft in der Symmetrieebene des Eiapparates, der Frontalschnitt senkrecht dazu. Eine bestimmte Orientierung dieser beiden Hauptschnittrichtungen zur Symmetrieebene der Samenanlage scheint nicht zu bestehen. Vgl. Abb. 15.

Ebenso charakteristisch wie die Lage der Zellen des Eiapparates ist auch ihr Inhalt. Vor allem fällt in jeder Synergide eine Vakuole auf, die konstant in dem chalazalwärts gerichteten Ende derselben und zwar unterhalb des Kernes liegt. Bei der Eizelle dagegen liegt der

¹⁾ Bezüglich *Cotylanthera tenuis*, die nach FIGDOR (1897) dieselbe verkehrte Orientierung zeigt, vgl. die Ausführungen bei STOLT (1921) und OEHLER (1927), welche diese und auch die entsprechenden Angaben JOKOWS (1885) über *Voyria* aufklären.

Kern in der Anhäufung von Zytoplasma im chalazalen Teile der Zelle. Eine meist sehr große Vakuole liegt über dem Kern. Die Kerne der Synergiden sind ferner häufig von dem der Eizelle durch ihren Chromatingehalt, ihre Größe und ihren Nukleolus verschieden und als Beispiele, die dies deutlich zeigen, seien *Reseda lutea* (GUIGNARD 1900b), *Lepidium sativum* (GUIGNARD 1902c), *Urtica dioica* (STRASBURGER 1910a), *Thesium divaricatum* (GUIGNARD 1885, vgl. Abb. 14), *Limnanthes Douglasii* (STENAR 1925a; vgl. Abb. 15, Fig. 5) genannt. Die Unterschiede zwischen

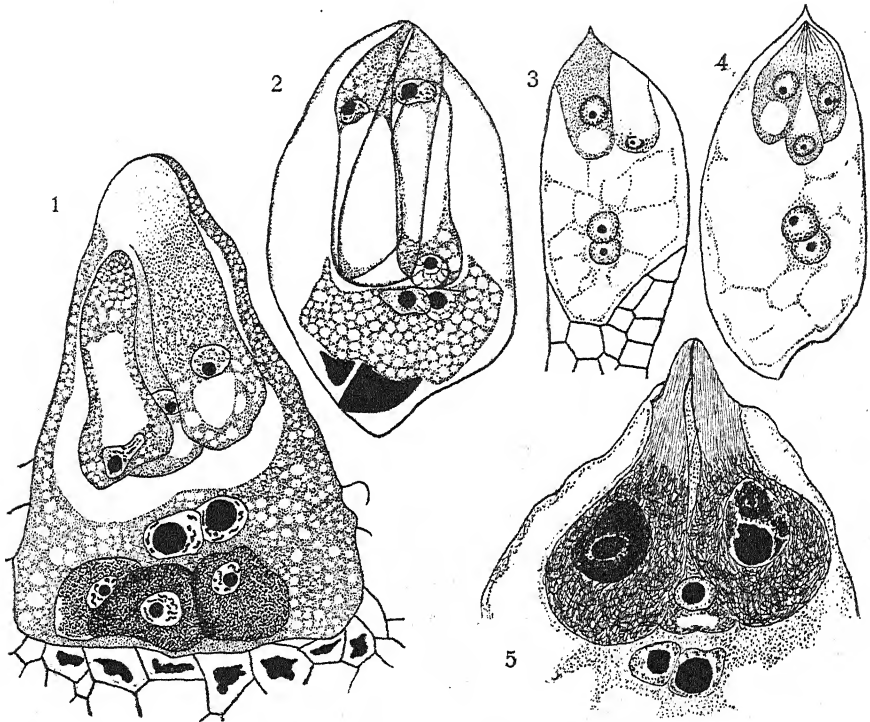


Abb. 15. Fig. 1. Embryosack von *Micrampelis lobata*. — Fig. 2. Embryosack von *Luffa acutangula*. — Fig. 3 und 4. Embryosäcke von *Garcinia Kydia*, den Eiapparat in verschiedener Stellung zeigend. — Fig. 5. Eiapparat und Polkerne von *Limnanthes Douglasii*; Synergiden sehr groß mit hypertrophierten Kernen. — Fig. 1 und 2 nach KIRKWOOD, Fig. 3 und 4 nach TREUB, Fig. 5 nach STENAR. Vergr.: Fig. 1, 2 880 fach, Fig. 3, 4 560 fach, Fig. 5 600 fach.

Synergiden und Eizelle treten um so deutlicher zutage, je länger die Zeit ist, die seit der Bildung des Eiapparates verstrichen ist.

Von allgemeinem Interesse ist das Vorkommen von Plastiden in der Eizelle. Diese wurden durch SCHIMPER (1885) an drei im System weit voneinander entfernten Pflanzen, nämlich *Daphne Blagayana*, *Torenia asiatica* und *Hyacinthus non scriptus* nachgewiesen. Seither liegen nur noch spärliche diesbezügliche Beobachtungen von D'HUBERT (1896) und LUBLINER (1925a, 1925b) vor. Während jener gewissermaßen indirekt die Anwesenheit von Plastiden in den Zellen des Eiapparates durch den Nachweis von Stärkekörnern erwies, gelang es

dieser bei *Podophyllum peltatum* die stärkeführenden Plastiden sichtbar zu machen und zwar nicht nur in der befruchteten Eizelle, sondern auch in den Quadrantenzellen des Embryos. LUBLINER hebt auch hervor, daß die gewöhnlich angewendete Technik nicht zum Nachweis der Plastiden geeignet sei, und äußert die Vermutung, daß sich die kleinen Vakuolen, die in den Abbildungen der embryologischen Arbeiten um den Eikern herumliegen, mit Hilfe mikrochemischer Methoden als Plastiden erweisen dürften.

In diesem Zusammenhange muß auch auf einige unklare Inhaltskörper, die in den Eizellen beobachtet worden sind, hingewiesen werden. ISHIKAWA (1918) beobachtete bei *Oenothera „pycnella“* und *nutans* als seltene Erscheinung das Auftreten von chondriosomenartigen Strukturen in der Eizelle. (Über das Vorkommen von Chondriosomen im Embryosack vgl. GUILLERMOND 1919 und die in dem von SCHÜRHOFF verfaßten Band „Plastiden“ dieses Handbuches angegebene Literatur). Als regelmäßige Bildung fand ASPLUND (1920, S. 37) in den Eizellen der Valerianaceae zahlreiche Körperchen, die von Hämatoxylin tiefschwarz, mit Jod gelb gefärbt wurden. Diese Körper — wohl von Eiweißnatur — „fließen zu Klumpen zusammen, die anfangs unregelmäßig geformt und in der Plasmamasse zerstreut sind; in der befruchtungsreifen Eizelle bilden sie im allgemeinen zwei stark färbbare Körper, die neben den Kernen liegen; außerdem können ähnliche, aber kleinere Körper auch an anderer Stelle vorkommen“. In der Eizelle von *Astrantia hellebifolia* pflegen ferner nach HÄKANSSON (1923, S. 26) schon gleich nach ihrer Bildung „kleine oft stabförmige Körperchen aufzutreten, die sehr stark von Hämatoxylin und Safranin gefärbt werden. Sie liegen in Gruppen zusammen und ihre Zahl wächst nach und nach, so daß sie in befruchteten Eizellen massenweise und zusammengeballt vorkommen . . . Diese chromatischen Körnchen wurden bei sehr vielen anderen Umbelliferen beobachtet, obwohl sie dort nicht so oft vorkommen oder nicht so regelmäßig geordnet daliegen . . . Um Chondriosomen dürfte es sich wohl kaum handeln.“

Die Membran der Zellen des Eiapparates ist namentlich in Hinsicht auf den Befruchtungsvorgang von größtem Interesse. HOFMEISTER (1858, S. 178) fand bei den Keimbläschen, wie er die Zellen des Eiapparates benennt, verschiedene Ausbildung ihrer Umgrenzung; bald scharf begrenzte, aber jeder Zellhaut entbehrende Protoplasmamassen; bald solche mit einer schleimigen Membran und schließlich fand er solche, die schon vor der Befruchtung mit einer festen Zellstoffhaut umkleidet waren. Das letztere Verhalten gibt er für *Nuphar*, *Tropaeolum*, *Cheiranthus*, *Evonymus*, *Rosa*, *Godetia*, *Grevillea*, *Pedicularis*, *Rhinanthus*, *Lathraea*, *Funkia* und *Crocus* an. Dagegen geben COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 93) an, daß an den Zellen des Eiapparates nur eine „Hautschicht vorhanden sei“. Auch HUSS (1906) fand, daß die Synergiden und die Eizelle der von ihm untersuchten Ranunculaceae, Berberidaceae und Papaveraceae vor der Befruchtung keine Zellulosemembran besitzen. Dagegen fand ISHIKAWA (1918) bei *Oenothera*-Arten, daß die Synergiden und die oberen, d. i. mikropylarwärts gelegenen, zwei Drittel der Eizelle eine deutliche Zellulosemembran haben, die bisweilen auch Pektinsubstanzen enthält. Der untere Teil der Eizelle erlangt erst nach der Befruchtung eine Zelluloseumhüllung. Nach

K. PETERS (1908) besitzen die Synergiden von *Convolvulus* und *Cuscuta* anfangs eine Plasma-, später eine Zellulosehaut; die Eizelle bekommt aber erst nach der Befruchtung eine feste Membran. Diese Befunde zeigen, daß mindestens der untere Teil der Eizelle vor der Befruchtung stets nur von einer Hautschicht begrenzt ist. In diesem Zusammenhange sei auch auf die Verhältnisse hingewiesen, die GUIGNARD (1900a) bei *Tulipa Celsiana* und *sylvestris*¹⁾ beschrieben hat. In den Embryosäcken dieser Pflanzen kommt es überhaupt nicht zur Differenzierung der gewöhnlichen Zellen; es sind nur acht freie Kerne vorhanden, von denen zwei am Scheitel des Embryosackes kleiner und als Synergiden kenntlich sind; einer, der von den fünf übrigen wenigstens manchmal deutlich abweicht, entspricht der Eizelle. Wenn es auch nicht zu deutlicher Zellbildung kommt, so besitzt doch jeder Kern seinen durch eine Körnchenlinie annähernd abgegrenzten Plasmabereich. Wir haben daher den Eindruck, daß auch hier nur ein gradueller Unterschied gegenüber der gewöhnlichen Zellbildung besteht. Daß es überhaupt unter den Angiospermen Fälle gibt, in denen der Eiapparat tatsächlich gänzlich undifferenziert ist und nur aus drei gleichartigen Kernen besteht, ist sehr zweifelhaft. NAWASCHIN (1899c) hatte für *Corylus* und KARSTEN (1902) für *Juglans nigra* angegeben, daß der Eiapparat durch eine Plasmaanhäufung mit drei freien Kernen vertreten sei, aber beide Angaben sind später berichtigt worden (NAWASCHIN und FINN 1913). Bei *Casuarina* wird ein aus drei abgegrenzten Zellen bestehender Eiapparat ausgebildet (FRYE 1903; vgl. dagegen TREUB 1891).

Zu den weit verbreiteten besonderen Strukturen der Synergiden gehört vor allem der Fadenapparat. Die Bezeichnung stammt von SCHACHT (1858), der zuerst eine eigentümliche Streifung an dem stark verjüngten in die Mikropyle hineinragenden Ende der Synergiden von *Crocus vernus* und *Gladiolus segetum* beschrieben hat. Er fand, daß die Synergidenspitzen sich mit Chlorzinkjod blau färben lassen, bis auf die Streifen selbst, die eine braune Färbung annehmen. HOFMEISTER (1861) hielt den Fadenapparat für eine Bildung der Embryosackwand, eine Ansicht, die viel später von SCROBISCHEWSKY (1884) noch einmal geäußert wurde, der diese Bildung an *Viscum album* untersuchte. Der Ansicht HOFMEISTERS ist SCHACHT (1866) selbst entgegengetreten und er beschreibt den Fadenapparat von *Santalum album* als eine Zellstoffausscheidung, die aus zahlreichen Zellstoffäden besteht, die an der Spitze der Synergiden zu einer glänzenden Masse von weichem, schleimigem Aussehen verschmolzen sind. Er hält den Fadenapparat für eine allgemein verbreitete, aber ungleich stark ausgebildete Erscheinung. Später hat auch STRASBURGER (1884a) an *Torenia asiatica* klar erkannt, daß der Fadenapparat wirklich den Synergiden und nicht der Embryosackwand angehört. Zu gleichem Ergebnis gelangte HABERMANN (1906), welcher ähnlich wie SCHACHT den Fadenapparat für eine allgemeine Erscheinung hält und seine stoffliche Zusammensetzung aus Zellulose feststellt; Pektinsubstanzen konnte er nicht nachweisen. In neuerer Zeit brachte ISHIKAWA (1918) Befunde über die stoffliche Natur des sehr gut entwickelten Fadenapparates von *Oenothera*-Arten. Die Blau-

¹⁾ Nach NEWTON (1926) dürfte überhaupt die ganze Sektion *Eriostemones* der Gattung *Tulipa* dieses Verhalten zeigen.

färbung durch Chlorzinkjod, die Färbung mit Congorot und die Löslichkeit in Kupferoxydammoniak deuten auf Zellulose, aber außerdem konnte er mit Hilfe von Rutheniumrot bisweilen das Vorhandensein von Pektinstoffen nachweisen. Auch CHIARUGI (1925), der dem Fadenapparat der Cistaceae besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, konnte feststellen, daß dieser aus Zellulose besteht, die von Pektinstoffen begleitet ist, und daß die Menge der letzteren zunimmt, um ihr Maximum zur Zeit der Befruchtung zu erreichen, während welcher ein Quellungsprozeß stattfinden dürfte.

Nach ISHIKAWA bleibt bei *Oenothera* der Fadenapparat ziemlich lange erhalten und ist sogar festzustellen zur Zeit, da sich der Embryo entwickelt und die übrigen Teile der Synergiden resorbiert sind. Dieselbe Beobachtung machte SCHÜRHOFF (1915) an *Ranunculus acer*: „Jedenfalls überdauert er die Existenz der anderen Bestandteile der Synergiden erheblich. Im älteren Zustande sind bei ihm die einzelnen Fädchen nicht mehr erkennbar, sondern er färbt sich homogen und zeigt nach unten sich ausgefranst. Er bildet gewissermaßen einen Verschuß der Mikropyle.“ Auch CHIARUGI hebt die lange Dauer des Fadenapparates hervor.

Das Aussehen des Fadenapparates ist, nach den in der Literatur vorliegenden Abbildungen zu schließen, ziemlich verschieden. Meist liegt eine aus zahlreichen Fäden gebildete Struktur vor. Diese Fäden vereinigen sich in dem spitzen Ende der Synergiden, während sie nach unten auseinanderweichen und sich allmählich verlieren. Meistens scheint es, als ob sich diese Fadenstruktur über die ganze Synergiden spitze ausbreitete, in anderen Fällen wie bei *Allium odorum* nach HABERLANDT (1922a) oder bei den Cistaceae nach CHIARUGI (1925) liegt die Zelluloseanhäufung nur derjenigen Fläche an, in der sich die beiden Synergiden berühren. Da diese einseitige Verteilung nur an günstig geführten Schnitten deutlich ist, erscheint es recht gut möglich, daß sie sehr weit verbreitet ist. In manchen Fällen ist die fadenförmige Struktur nur schwer festzustellen; bisweilen muß man von einem mehr schwammigen Bau sprechen. Mit Rücksicht darauf, daß wir uns in den meisten Fällen von dem Bau des fertigen Fadenapparates kein klares Bild machen können, erscheint es begreiflich, daß wir auch über seine Entwicklung im ungewissen sind. Es liegt vielleicht nahe, an eine ähnliche Entstehung zu denken, wie sie für die Zellulosebalken und -fäden in gewissen Endospermhaustorien festgestellt wurde.

In diesem Zusammenhang kann darauf hingewiesen werden, daß in der Literatur oft von Synergidenkappen gesprochen wird. Mit diesem Ausdruck bezeichnet STRASBURGER (1878) die Anhäufung von Zellulose oder einem ähnlichen Stoffe an der Spitze der Synergiden. In neuerer Zeit hat SVENSSON (1925) angenommen, daß die Synergidenkappen durch Umwandlung von Plasma in einen zelluloseartigen Stoff zustande kommen, und glaubt, daß dem Zustande der Synergidenkappen oft eine streifige Struktur vorausgehe. Mit Recht betont er, daß sich zwischen dem Fadenapparat und der Kappe keine scharfe Grenze ziehen lasse. Bei jenem sei überhaupt nicht die Streifung, sondern die Umwandlung des Zytoplasmas in Zellulose die Hauptsache.

Die Verbreitung des Fadenapparates geht aus folgender Liste hervor:

Dicotyledones. *Quercus velutina* (CONRAD 1900), *Salix* (CHAMBERLAIN 1897), *Santalum album* (SCHACHT 1865, 1866; STRASBURGER 1878, 1885), *Thesium divaricatum* (GUIGNARD 1885b), *Viscum album* (SCROBISCHEWSKI 1884), *Polygonum divaricatum* (STRASBURGER 1879a), *Silene obtusifolia* (GUIGNARD 1882a), *Euphorbia corollata* (LYON 1898), *Mercurialis annua* (STRASBURGER 1909b), *Thalictrum purpurascens* (J.B. OVERTON 1902; HABERMANN 1906), *Hepatica acutiloba* (MOTTIER 1895), *Ranunculus* sp. (HABERMANN 1906), *R. acer* (SCHÜRHOFF 1915), *Adonis autumnalis* (SOUÈGES 1912), *Aconitum* sp. (HABERMANN 1906), *Actaea spicata* (HUSS 1906), *Myosurus minimus* (TSCHERNOJAROW 1915), *Podophyllum peltatum* (HUSS 1906, LUBLINER 1925b), *Capsella bursa pastoris* (GUIGNARD 1882a), *Cistus salviaefolius*, *monspeliensis*, *laurifolius*, *albidus*, *Halimium halimifolium*, *Tuberaria guttata*, *Helianthemum apenninum ledifolium*, *alpestre*, *Fumana procumbens*, *arabica* (CHIARUGI 1925), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912), *Drosera rotundifolia* (PACE 1912), *Garcinia Treubii*, *Kydia* (TREUB 1911; vgl. Abb. 15, Fig. 3, 4), *Saxifraga ligulata*, *Sponhemica*, *cordifolia*, *Heuchera brixoides*, *Parnassia palustris* (PACE 1912), *Hydrostachys* sp. (PALM 1915), *Trifolium pratense* (MARTIN 1914), *Mouriria anomala* (RUYSS 1925), *Oenothera biennis*, *Epilobium angustifolium*, *Gaura Lindheimeri*, *parviflora*, *Godetia* sp., *Ludwigia prostrata* (ISHIKAWA 1918), *Limnanthes Douglasii* (STENAR 1925a), *Acer rubrum* (TAYLOR 1920), *Impatiens Sultanii* (OTTLEY 1918), *Styphelia longifolia* (BROUGH 1924), *Torenia asiatica* (SCHACHT 1859, STRASBURGER 1878, HABERMANN 1906), *Anchusa officinalis* (SVENSSON 1925), *Salvia* sp. (HABERMANN 1906), *Jasminum grandiflorum* (GUIGNARD 1882a), *Diodia Virginiana*, *Richardsonia pilosa* (LLOYD 1902), *Scabiosa* sp. (STRASBURGER 1878), *Cucurbita pepo* (LONGO 1903a, KRATZER 1918), *Sechium edule* (LONGO 1907a), *Luffa aegyptiaca* (KRATZER 1918), *Benincasa cerifera* (KRATZER 1918), *Campanula rhomboidalis* (GUIGNARD 1882a), *Helianthus annuus* (NAWASCHIN 1909, vgl. PACE 1912, ASPLUND 1920).

Monocotyledones. *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913), *Ottelia lancifolia* (PALM 1915), *Allium odorum* (MODILEWSKI 1925, HABERLANDT 1922a), *Allium* sp. (HABERMANN 1906), *Nothoscordum fragrans* (STRASBURGER 1877), *Ornithogalum* sp. (HABERMANN 1906), *Fucca* sp. (SCHACHT 1859, HABERMANN 1906), *Funkia* sp. (HABERMANN 1906), *Trillium grandiflorum*, *Paris quadrifolia* (ERNST 1902), *Phormium* sp. (SCHACHT 1859), *Haemanthus Katharinae*, *albiflos* (STENAR 1925b), *Leucojum* sp. (HABERMANN 1906), *Leucojum aestivum* (STENAR 1925b), *Vallota purpurea* (STENAR 1925b), *Crinum latifolium* (STENAR 1925b¹), *Clivia* sp. (HABERMANN 1906), *Atamosco texana* (PACE 1913), *Pancratium maritimum* (SHADOWSKI 1925a), *Anigosanthus flavidus* (STENAR 1927), *Gladiolus segetum* (SCHACHT 1856, 1859, HOFMEISTER 1861, STRASBURGER 1878, HABERMANN 1906), *Crocus vernus* (STRASBURGER 1878, SCHACHT 1859, GUIGNARD 1882a, HOFMEISTER 1861), *Watsonia* sp. (SCHACHT 1859, HOFMEISTER 1861, HABERMANN 1906), *Tritonia* sp. (HOFMEISTER 1861), *Ixia* sp. (HOFMEISTER 1861, HABERMANN 1906), *Iris pseudoacorus* (SAWYER 1925), *Romulea bulbocodium*, *Columnae* (FERRARIS 1902), *Eichhornia crassipes* (W. R. SMITH 1898), *Zea mays*

¹) Bei *Nerine undulata* und *Ixolirion montanum* ist nach STENAR (1925b) wohl eine Zellulosekappe, jedoch keine Streifung zu sehen.

(SCHACHT 1859, GUIGNARD 1901e, WEATHERWAX 1919), *Sorghum* sp. (HOFMEISTER 1861), *Gyrostachys gracilis* (PACE 1914), *Gymnadenia conopea* (M. WARD 1880a).

Bei Betrachtung dieser Liste fällt auf, daß einige gründlich untersuchte Familien und Gattungen vollkommen fehlen. Es fehlen z. B. die Scrophulariaceae, die Primulaceae, die Valerianaceae und die Compositae sind nur durch eine Gattung, *Helianthus*, vertreten. Es fehlt ferner die so oft untersuchte Gattung *Lilium*. Dadurch wird trotz der großen Verbreitung des Fadenapparates die Ansicht erschüttert, daß dieser allgemein verbreitet und vielleicht oft nur schwer nachzuweisen sei.

Über die Bedeutung des Fadenapparates sind verschiedene Ansichten geäußert worden. STRASBURGER (1884a) ist der Meinung, daß diese Struktur im engsten Zusammenhang mit der Funktion der Synergiden stehe. Diese scheiden nach STRASBURGER eine Substanz aus, die auf die Pollenschläuche einen richtenden Einfluß ausübt. „Die Änderung in der Wachstumsrichtung dieser Pollenschläuche fällt tatsächlich mit dem Augenblick zusammen, in welchem die Streifung in den Synergidenkörpern auftritt“ (STRASBURGER 1884a, S. 60) und die Streifung soll eben die Bahnen andeuten, welche die innerhalb der Synergiden auszuscheidende Substanz einschlägt. Diesen Gedankengängen hat sich HABERMANN (1906) voll und ganz angeschlossen, ohne eigentlich viel Neues zur Stützung dieser Ansicht beizutragen. Naturgemäß führt die Annahme einer solchen Funktion des Fadenapparates zur Vermutung, daß dieser allgemein verbreitet sei.

Wesentlich andere Ansichten über den Fadenapparat vertritt FRISENDAHL (1912), der diesen bei *Myricaria germanica* nicht immer, sondern nur dann entwickelt fand, wenn das obere Ende der Synergide zu einer schnabelähnlichen Spitze zusammengedrückt ist. Übrigens haben schon CHAMBERLAIN bei *Salix* und ERNST bei *Paris quadrifolia* manchmal den Fadenapparat gefunden und manchmal nicht. FRISENDAHL vermutet daher, daß ganz bestimmte mechanische Ursachen die Ausbildung des Fadenapparates bedingen. Von einer Funktion sei keine Rede.

Zwischen diesen Ansichten eine Entscheidung zu treffen, erscheint bei unseren heutigen Kenntnissen nicht möglich. Unsere Kenntnisse über die Verbreitung des Fadenapparates, vor allem aber über den feineren Bau desselben, sind entschieden zu lückenhaft. Wir müssen FRISENDAHL zugestehen, daß ein Zusammenhang zwischen dem Fadenapparat und der Form der Embryosackspitze besteht. In eine Spitze ausgezogene Synergiden lassen ihn zweifellos am deutlichsten erkennen. Andererseits weist der in neuester Zeit von CHIARUGI festgestellte, bis zur Befruchtung sich steigernde Gehalt an Pektinstoffen doch vielleicht auf eine ähnliche Funktion hin, wie sie STRASBURGER vermutet hat.

Eine andere Struktureigentümlichkeit der Synergiden, die gelegentlich auftritt, ist diejenige Bildung, die von STRASBURGER (1885) als Leiste bezeichnet worden ist. Man versteht darunter eine auf der Außenfläche quer zur Haupttrichtung der Synergide verlaufende Erhabenheit, die im Schnitt in Form eines Zahnes über die äußere Profillinie vorspringt. PACE (1912), die die Leistenbildung bei *Parnassia*, *Drosera* und *Saxifraga* beschreibt, denkt sich ihre Entstehung so, daß sich der obere Teil der Synergide aus der Wand des Embryosackes hervordrängt und der oberhalb der Einschnürungslinie liegende Teil verbreitert ist. Daß dies

nicht für alle Fälle der Leistenbildung gelten kann, geht schon daraus hervor, daß es solche gibt, bei welchen die Leiste noch deutlich innerhalb der Embryosackwand liegt, wie es z. B. ISHIKAWA (1918) bei Oenotheraceae gesehen hat. Dieser Autor hat übrigens auf einen anderen Gesichtspunkt für die Beurteilung der Leiste hingewiesen, indem nämlich diese immer mit dem Fadenapparat verbunden sein soll, aber nicht umgekehrt. Daß indessen diese Korrelation nicht besteht, zeigte ASPLUND (1920), der bei den von ihm untersuchten Valerianaceae wohl die Leiste, aber keinen Fadenapparat fand. Nach ASPLUND haben die Leisten keine Funktion; „ihre Bildung dürfte auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen sein, . . . sie finden sich dort, wo die Synergiden nicht mehr durch eine Plasmasschicht von der Embryosackwand getrennt sind“. Eine solche Auffassung dürfte der Wahrheit nahekommen. Wenn wir die Lagebeziehung der Synergide zur Embryosackwand ins Auge fassen, können wir feststellen, daß der obere Teil der Synergide ein Stück weit mit der Wand des Embryosackes verbunden ist. Erst in einer bestimmten Entfernung von der Spitze biegt die selbständige Synergidenwand von der Embryosackwand ab. An der Abbiegungsstelle entsteht eine Kante, die immer dann auffallend hervortreten muß, wenn die Entfernung von der Spitze ziemlich groß ist. Die zusammenziehende Wirkung der Reagenzien wird sich namentlich im unteren, runden Teil der Synergide äußern und dadurch die Kante an der Abbiegungsstelle stärker betonen. Bei der Eizelle fehlt infolge ihrer Anheftungsweise im allgemeinen die Leiste, wie ASPLUND hervorhebt, der sie nur als seltene Ausnahme an der Eizelle von *Valeriana phu* gesehen hat. Dafür, daß der Leiste keine funktionelle Bedeutung zukommt, spricht auch eine Beobachtung von STOLT (1921), der bei *Gentiana campestris* nur an jungen eben gebildeten Synergiden eine Leiste fand, die in späteren Stadien wieder verschwunden war.

Im allgemeinen können wir sagen, daß die Synergiden eine weit geringere Variabilität hinsichtlich ihrer Ausbildungsweise zeigen als die gleich zu besprechenden Antipoden. Ihre Lage an der Spitze des Embryosackes, ihre gegen die Mitte des Embryosackes zu gelegenen Vakuolen, das sind Eigentümlichkeiten, die immer wiederkehren, von ganz seltenen Ausnahmen abgesehen. Synergiden, denen nach STENAR (1925 a) die Vakuolen vollständig fehlen, sind bei *Limnanthes Douglasii* vorhanden. Sie zeigen auch sonst eine sehr bemerkenswerte Ausbildung (vgl. Abb. 15, Fig. 5). Ihre auffallenden, schnabelartig verlängerten Spitzen sind stark lichtbrechend und mit Lichtgrün färbbar. Da Streifung fehlt, müssen wir sie als Synergidenkappen ansprechen. Der untere Teil der Synergiden ist kugelförmig angeschwollen und vollkommen von dichtem Plasma erfüllt. In diesem liegen mächtige, hypertrophische ausgebildete Zellkerne. Es liegt nahe, diesen Synergiden eine ähnliche Rolle zuzuerkennen, wie sie von den zahlreichen Autoren den hypertrophischen Antipoden zugeschrieben wird. Ähnlich ausgebildete Synergiden wurden von SVENSSON (1925) bei *Lycopsis arvensis* beschrieben. Sie sind ebenfalls mächtiger entwickelt als die Eizelle, besitzen mehrere kleinere, nicht scharf begrenzte Vakuolen von wechselnder Stellung und ihre Kerne sind frühzeitig hypertrophiert. Nach der Befruchtung spielt nach der Ansicht des Autors die übrigbleibende Synergide eine Rolle bei der Ernährung des heranwachsenden Embryos. Danach könnte man das

Verhalten der Synergiden von *Lycopsis* — und übereinstimmendes Verhalten zeigen auch *Nonnea*-Arten — als Nahrungsspeicherung betrachten, die dem Embryo so lange zugute kommt, bis das Endosperm genügend stark entwickelt ist.

Dieser letztere Gedanke wurde auch von SCHÜRHOFF (1922c) vertreten, der bei *Allium odorum* an der bei der Befruchtung nicht zerstörten Synergide starkes Wachstum und intensivere Färbbarkeit beobachtete. Ihr Kern wird sehr groß, oft wesentlich größer als zuerst die ganze Synergide war. SCHÜRHOFF nimmt an, daß diese Synergide „vorübergehend die Rolle des Endosperms“ übernimmt, das sich bei *Allium odorum* erst zu entwickeln beginnt, nachdem der Embryo bereits eine Anzahl Zellteilungen ausgeführt hat.

Die Antipoden. Unter den Bestandteilen des Embryosackes zeigen die Antipoden weitaus die größte Mannigfaltigkeit. Wenn auch die durch die Entwicklung bedingte Dreizahl in den allermeisten Fällen anzutreffen ist, findet sich doch in manchen Gruppen eine von dieser abweichende, meist größere Zahl. Große Unterschiede zeigen sich auch in der Größe der Zellen, in der Größe und der Ausbildung ihrer Zellkerne und in ihrer Lebensdauer. Die folgende Aufzählung der untersuchten Familien hat den Zweck, die wichtigsten dieser Unterschiede und deren Verbreitung hervorzuheben.

Casuarinaceae. Bei *Casuarina stricta* fand FRYE (1903) drei kleine Antipoden; TREUB (1891) hatte das Fehlen solcher bei den von ihm untersuchten *Casuarina*-Arten angegeben.

Betulaceae. Durchwegs sind nur drei kleine, zum Teil schwer nachweisbare Antipoden angegeben (BENSON 1894, NAWASCHIN 1894a, 1899b, c, BENSON, SANDAY und BERRIDGE 1906, WOLPERT 1910).

Fagaceae. Drei Antipoden sind bei *Quercus*, *Fagus* und *Castanea* festgestellt; bei *Fagus silvatica* haben sie zur Zeit der Befruchtung eine dicke Zellulosewand (BENSON 1894, CONRAD 1900, KLEBELSBERG 1910)¹⁾.

Myricaceae. Drei Antipoden (KERSHAW 1909b) bei *Myrica Gale* (vgl. auch TREUB 1891).

Juglandaceae. Drei kleine Antipoden (KARSTEN 1902, NAWASCHIN und FINN 1913).

Leitneriaceae. Drei Antipoden bei *Leitneria floridana* (W. M. PFEIFFER 1912).

Salicaceae. Drei kleine, bald verschwindende Antipoden bei *Populus*- und *Salix*-Arten (CHAMBERLAIN 1897, GRAF 1921).

Moraceae. Bei *Ficus* und *Morus* drei Antipoden (LONGO 1905b, TREUB 1902, MODILEWSKI 1908a). Letzterer fand dagegen bei *Dorstenia drakeana* und *contrayerva* fünf bis zehn, bei *D. turnerifolia* manchmal mehr als drei Antipoden.

Cannabaceae. Bei *Cannabis* und *Humulus* nur drei unbedeutende Antipoden (ZINGER 1898, WINGE 1914).

¹⁾ Auch *Castanea* müssen wir nach den Ausführungen und Figuren bei BENSON (1894) nur drei Antipodenzellen zuschreiben. Von BENSON wird jedoch angegeben, daß bisweilen unter dem Embryosack Schwesterzellen desselben liegen, die zweikernig sind und sich gelegentlich vermehren können. Dieser Befund führte COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 100) zu der unrichtigen Ansicht, daß bei *Castanea* sechs und mehr Antipoden vorkommen. Auch SCHÜRHOFF (1924a, S. 223 und 1926b, S. 516) hat diesen Irrtum übernommen.

Ulmaceae. Bei *Ulmus* und *Celtis* drei Antipoden (NAWASCHIN 1898b, MODILEWSKI 1908a). Bei *Ulmus americana* nach SHATTUCK (1905) bisweilen Ausbildung eines „Antipoden-Eies“.

Urticaceae. Drei, meist sehr kleine Antipoden (MODILEWSKI 1908a, STRASBURGER 1910a). MODILEWSKI (1908a) fand bei *Urtica cannabina* bisweilen vier oder fünf Antipoden.

Piperaceae. Die hier zu nennenden Embryosäcke von *Piper* und *Heckeria* haben meist drei Antipoden (D. S. JOHNSON 1902a, c, FISHER 1914, PALM 1915, HÄUSER 1916). Bei *Piper subpeltatum* fand PALM bisweilen nur zwei Antipoden, wahrscheinlich infolge gehemmter Kernteilung in der Chalazaregion des Embryosackes. Bei *Piper Betel* var. *monoicum* ist zurzeit, da freie Endospermkerne gebildet werden, die Zahl der Antipoden bedeutend vermehrt, bis etwa 35 liegen in einem Schnitt; auch im reifen Samen sind sie noch zu finden (D. S. JOHNSON 1910). *Heckeria umbellata* hat vor der Endospermbildung drei große Antipoden, in nahezu reifen Samen sind sie noch nachweisbar und ihre Zahl ist vermehrt (D. S. JOHNSON 1902a, S. 327).

Saururaceae. Drei Antipoden (D. S. JOHNSON 1900a, 1905, SHIBATA und MIYAKE 1908).

Chloranthaceae. Drei Antipoden (ARMOUR 1906, D. S. JOHNSON 1905, EDWARDS 1920).

Lacistemonaceae. Drei Antipoden (D. S. JOHNSON 1905).

Proteaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden bei *Stenocarpus sinuatus* (TASSI 1898b).

Santalaceae. Drei kleine vergängliche Antipoden (GUIGNARD 1885b).

Myzodendraceae. Drei kleine vergängliche Antipoden bei *Myzodendron punctulatum* (SKOTTSBERG 1913, 1914).

Loranthaceae. Drei kleine Antipoden (T. JOHNSON 1888, TREUB 1883a, PISEK 1922, 1923). Das Fehlen von Antipoden hat TREUB (1885) für *Loranthus sphaerocarpus* angegeben; H. MEIER (zitiert bei SCHMID 1906) fand bei *Viscum album* ausnahmsweise keine oder ein oder zwei Antipoden.

Balanophoraceae. Bei *Helosis guyanensis* teilt sich der primäre chalazale Kern nur einmal oder es unterbleibt selbst diese Teilung, daher nur zwei oder eine Antipode (UMIKER 1920; vgl. auch CHODAT und BERNARD 1900). Bei *Rhopalocnemis phalloides* bisweilen drei Antipodenzellen, jedoch auch nur eine oder gar keine (LOTSY 1901). Bei *Balanophora* nach TREUB (1898), LOTSY (1899a) und ERNST (1913, 1914) drei bald degenerierende freie Kerne, keine Zellen.

Cynomoriaceae. Bei *Cynomorium coccineum* drei Antipoden; die nach PIROTTA und LONGO (1900) nach der Befruchtung eintretende Vermehrung derselben konnte JUEL (1903b) nicht bestätigen.

Polygonaceae. Drei Antipoden (STRASBURGER 1879a, FINK 1899, DAHLGREN 1916, DUDGEON 1918, HAGERUP 1926).

Chenopodiaceae. Drei Antipoden (A. FISCHER 1880, COHN 1914, DAHLGREN 1916, ROMELL 1919, ARTSCHWAGER 1927).

Amarantaceae. Drei Antipoden (A. FISCHER 1880, GUIGNARD 1882a).

Thelygonaceae. Drei Antipoden (SCHNEIDER 1914).

Phytolaccaceae. Drei Antipoden (LEWIS 1905).

Nyctagynaceae. Drei Antipoden (A. FISCHER 1880, GUIGNARD 1882a). Nach HEIMERL (1887) bleiben bei *Mirabilis longiflora* die drei schon vor der Befruchtung mit deutlichen Membranen versehenen Antipoden lange erhalten.

Aizoaceae. Drei Antipoden (GUIGNARD 1882a, DAHLGREN 1916, HUBER 1924, W. SCHMIDT 1925).

Cactaceae. Drei Antipoden (D'HUBERT 1896).

Portulacaceae. Drei Antipoden (COOK 1903a, DAHLGREN 1916).

Basellaceae. Drei Antipoden (DAHLGREN 1916).

Caryophyllaceae. Drei unbedeutende, vergängliche Antipoden (VESQUE 1878, A. FISCHER 1880, GUIGNARD 1882a, COOK 1903b, 1909c, GIBBS 1907, STRASBURGER 1910b, PEROTTI 1913, SOUÈGES 1924b).

Euphorbiaceae. Die nach dem Normaltypus sich entwickelnden Embryosäcke haben fast durchwegs drei kleine Antipoden, deren Vergänglichkeit von verschiedenen Autoren hervorgehoben wird (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, F. M. LYON 1898, MODILEWSKI 1909b, 1910, STRASBURGER 1909b, ARNOLDI 1912, MARKOWSKI 1912, DONATI 1913, CARANO 1915b, C. HEUSSER 1919, WENIGER 1917, BOHN 1924, SCHÜRHOFF 1924b). Die von DONATI (1913) für *Euphorbia platyphylla* angegebene Vermehrung der Antipoden wurde von SCHÜRHOFF (1924b) nicht bestätigt. Bei *Euphorbia splendens* beobachtete WENIGER (1917), daß jeder der drei Antipodenkerne eine weitere Teilung erfahren kann.

Buxaceae. Bei *Buxus* drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80; vgl. auch SAMUELSSON 1913).

Callitrichaceae. Drei kleine Antipoden (JÖRGENSEN 1923).

Hamamelidaceae. Drei Antipoden (SHOEMAKER 1905).

Platanaceae. Drei kleine, vergängliche Antipoden (NICOLOFF 1911, BROUWER 1923, 1924, BRETZLER 1924).

Magnoliaceae. Drei Antipoden (MANEVAL 1914, STRASBURGER 1905a).

Anonaceae. Drei Antipoden (NICOLosi-RONCATI 1904, HERMS 1907, OES 1914).

Aristolochiaceae. Bei *Aristolochia clematitis* sind die drei Antipoden ziemlich klein und gehen bald zugrunde (JACOBSSON-STIASNY 1918, KRATZER 1918), bei *Asarum europaeum* sind sie groß, ein Drittel der Länge des Embryosackes einnehmend (HOFMEISTER 1858, JACOBSSON-STIASNY 1918).

Erklärung zu Abb. 16.

Abb. 16. Antipoden der Ranunculaceae und Papaveraceae. Fig. 1—3. *Nigella arvensis*. — Fig. 1. Längsschnitt durch die Antipodenregion eines jüngeren Embryosackes. — Fig. 2. Späteres Stadium, zwei Antipoden, darüber primärer Endospermkern; Bildung des „Postamentes“ bereits beginnend. — Fig. 3. Lateral gelagerte Antipodengruppe, kurz vor der Obliteration. — Fig. 4 und 5. *Trautvetteria palmata*. Fig. 4. Alterer Embryosack im Längsschnitt. — Fig. 5. Vielzellige Antipodengruppe, nach der Teilung des primären Endospermkernes. — Fig. 6 und 7. *Caltha palustris*. Fig. 6. Höchstes Entwicklungsstadium, der Kern schon den Anfang der Zerfallteilung zeigend, aus einem Embryosack mit freien Endospermkernen. — Fig. 7. Teil einer degenerierenden Antipode im Längsschnitt. — Fig. 8 und 9. *Corydalis nobilis*. Fig. 8. Junge Antipoden. — Fig. 9. Alte Antipoden, schon in Degeneration. — Fig. 10. *Papaver dubium*, eine aus fünf Zellen bestehende Antipodengruppe im Querschnitt. — Nach HUSS. Vergr. 600 fach.

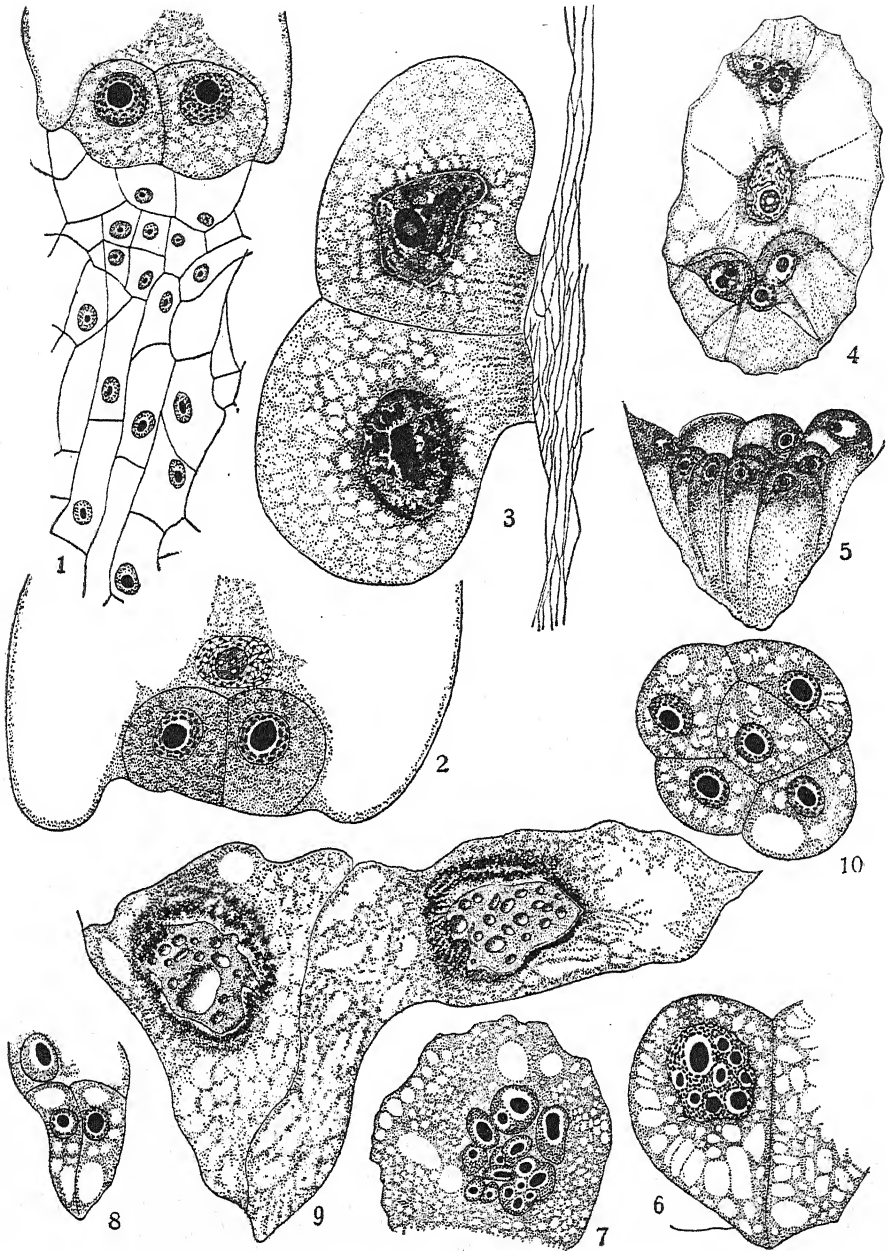


Abb. 16.

(Erklärung siehe nebenstehend)

Rafflesiaceae. Drei Antipoden (ENDRISS 1902, BERNARD 1903, ERNST und SCHMID 1913).

Hydnoraceae. Drei Antipoden (DASTUR 1922, CHODAT 1916; vgl. auch DE BARY 1868).

Calycanthaceae. Drei Antipoden (PETER 1920, SCHÜRHOFF 1923).

Lauraceae. Drei Antipoden (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918).

Lardizabalaceae. Drei Antipoden (VELSER 1913).

Ranunculaceae. Im allgemeinen sind in dieser Familie die meist in der Dreizahl auftretenden Antipoden sehr mächtig entwickelt. Sie zeichnen sich meist durch hypertrophierende Zellkerne und lange Lebensdauer aus (vgl. Abb. 16 und 17). Drei, ziemlich kleine schwach ausgebildete Antipoden finden sich bei *Paeonia* (HUSS 1906), ebenso bei *Helleborus*-Arten. Die kleinsten Antipoden in der Familie hat nach HUSS (1906) *Adonis vernalis* und *aestivalis*, wo sie höchstens $25\ \mu$ lang und $8\text{--}11\ \mu$ breit werden und der Kerndurchmesser höchstens $8\ \mu$ beträgt und bald degenerieren (vgl. auch SOUÈGES 1912). Vielfach werden die Antipodenzellen zwei-, drei- oder mehrkernig, z. B. bei *Caltha palustris*, *Eranthis hiemalis*, *Aquilegia*-Arten, *Anemone*-Arten, *Clematis*-Arten, *Thalictrum*-Arten usw. (HUSS 1906). In mehrkernigen Antipoden können die Kerne auch wieder verschmelzen, so daß alte Stadien wieder einkernig sind, von HUSS für *Aquilegia*- und *Clematis*-Arten festgestellt. Außerordentlich groß werden die Antipodenzellen bei *Aconitum* (OSTERWALDER 1898; vgl. Abb. 17, Fig. 1) und bei *Eranthis hiemalis*, wo sie nach HUSS eine Länge von $180\ \mu$ und eine Breite von $60\ \mu$ erreichen. Im allgemeinen erreichen die Antipoden einige Zeit nach der Befruchtung den Höhepunkt ihrer Entwicklung und zeigen dann Zeichen der beginnenden Desorganisation, u. a. Zerfallteilung (Fragmentation; vgl. Abb. 16, Fig. 6 und 7). Der einzige Vertreter der Familie, bei welchem eine Vermehrung der Antipodenzellen bekannt ist, ist *Troutvetteria palmata*. Nach HUSS (1906) entsteht hier eine aus mehreren (bis elf) Zellen bestehende antipodiale Gruppe; die Zellen bleiben einkernig und ihr Kern zeigt keine besondere Vergrößerung (Abb. 16, Fig. 4 und 5). (Vgl. im übrigen die ausführliche Darstellung bei HUSS 1906, ferner JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1881c, 1882a, MOTTHIER 1895, OSTERWALDER 1898, DUNN 1900, COULTER 1898, SOUÈGES 1910b, 1910—14, 1912, J. B. OVERTON 1902, RIDDLE 1905c; vgl. auch die Ausführungen bei TISCHLER 1921/22, insbes. S. 132f., 458, 520, 683 ff.)

Berberidaceae. Im allgemeinen drei sehr große, einkernig bleibende und lang bestehende Antipoden (JÖNSSON 1879/80, ANDREWS 1895, GUIGNARD 1882a, HUSS 1906, CLARK 1923, LUBLINER 1925 a, b). Die Kerne, die immer nur in der Einzahl auftreten, sind ausgesprochen hypertrophiert und erfahren nach der Befruchtung eine bedeutende Vergrößerung (LUBLINER).

Nymphaeaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (YORK 1904, COOK 1902, 1906, SEATON 1908, NITZSCHKE 1914).

Ceratophyllaceae. Drei unbedeutende Antipoden (DE KLERCKER 1885, STRASBURGER 1902).

Nepenthaceae. Drei (?) unbedeutende Antipoden (STERN 1917).

Sarraceniacae. Drei kleine Antipoden bei *Sarracenia purpurea* (SHREVE 1906); die Angabe SCHWEIGERS (1909), daß sich die Antipoden

von *S. Chelsoni* haustorienartig mit ihrem unteren Ende in den Nuzellusrest eindringen, verdient eine Nachprüfung.

Papaveraceae. Im allgemeinen drei Antipoden, nur bei *Papaver rhoeas* und *dubium* sind vereinzelt fünf beobachtet (HUSS 1906). Sie

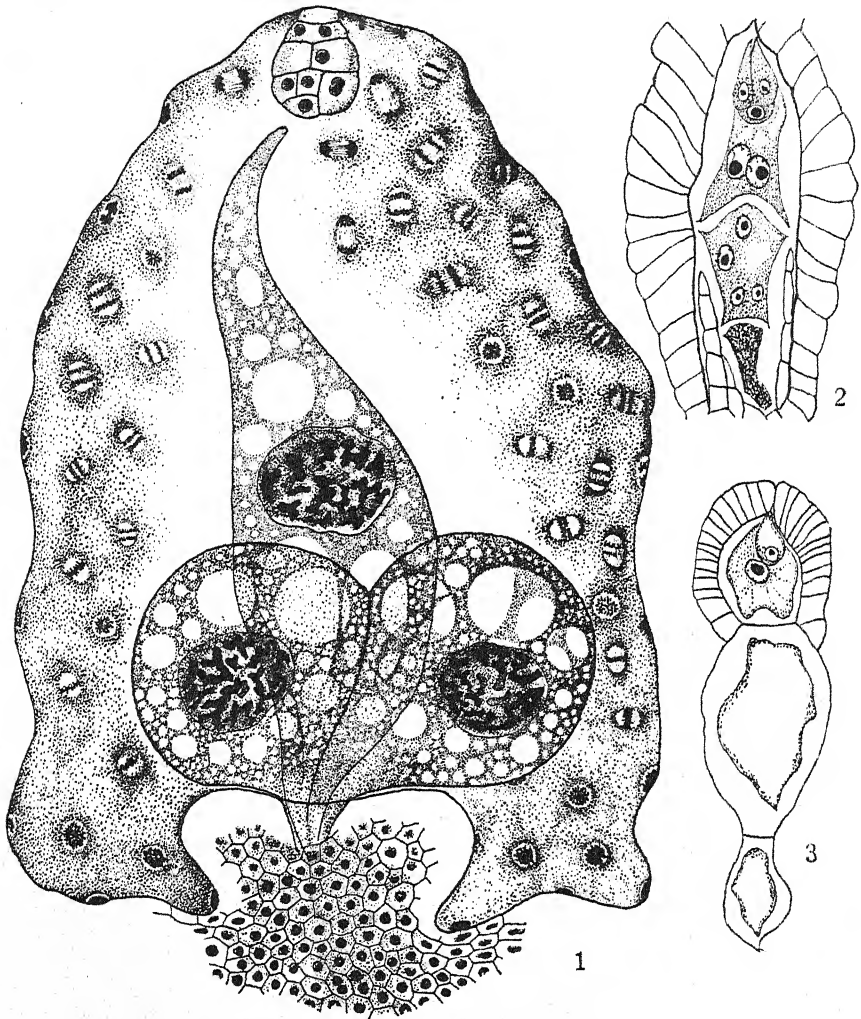


Abb. 17. Fig. 1. Embryosack von *Aconitum Napellus* nach der Befruchtung, die drei Antipoden auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung. — Fig. 2. Unbefruchteter Embryosack von *Bidens tripartitus* mit zwei großen Antipoden, die obere deutlich vierkernig. — Fig. 3. Embryosack von *Bidens leucantha* mit zwei großen Antipoden, die einen plasmatischen vielkernigen Wandbelag enthalten. — Fig. 1 nach OSTERWALDER, Fig. 2 und 3 nach DAHLGREN. Vergr.: Fig. 1 313 fach, Fig. 2 260 fach, Fig. 3 160 fach.

sind im allgemeinen einkernig, nur bei *Sanguinaria canadensis* werden sie zum Teil zweikernig (SURFACE 1905), und bleiben lange bestehen, wobei sie sich stark vergrößern (SHAW 1904, GUIGNARD 1903a, HUSS 1906). Enorm große Antipoden besitzen *Corydalis nobilis* und *cava*:

im Maximum 120—180 μ lang, 40—70 μ breit, Kern von 50 μ im Durchmesser (vgl. Abb. 16, Fig. 8—10); ähnlich verhalten sich *Fumaria officinalis* und *Vaillantii* (HUSS 1906).

Cruciferae. Im allgemeinen drei kleine, bald verschwindende Antipoden (RIDDLE 1898, GUIGNARD 1902b, c, LÖTSCHER 1905, VANDENDRIES 1909, SCHWARZENBACH 1922, BANNIER 1923). Bei *Lepidium sativum* und *Capsella bursa pastoris* werden nur nackte Kerne angegeben (vgl. GUIGNARD, LÖTSCHER).

Resedaceae. Nach HOFMEISTER (1858) sind bei *Reseda lutea* Antipoden vorhanden.

Cistaceae. Die drei Antipoden sind zur Zeit ihrer Bildung wohl entwickelt, verfallen aber bald der Degeneration. Bei *Helianthemum apenninum* wurden in einem achtkernigen Embryosack drei Antipoden beobachtet, von denen die eine degeneriert war, eine war ziemlich groß und besaß einen auffallend großen Kern, die dritte war zweikernig¹⁾. Bei *Cistus laurifolius* wurde ein Embryosack beobachtet, in welchem die Antipoden nach Art eines Eiapparates²⁾ ausgebildet waren (CHIARUGI 1925; vgl. auch A. FISCHER 1880).

Tamaricaceae. Bei *Myricaria germanica* drei Antipoden oder weniger durch gehemmte Teilung in der chalazalen Region des Embryosackes (FRISENDAHL 1912).

Elatinaceae. Drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80).

Droseraceae. Drei kleine, vergängliche Antipoden (ROSENBERG 1909a, PACE 1912).

Violaceae. Bei *Viola*-Arten drei, bald degenerierende Antipoden (BLISS 1912, SCHNARF 1922a); bei *Hybanthus concolor* sind die drei Antipoden groß (ANDREWS 1910).

Passifloraceae. Drei kleine, vergängliche Antipoden (COOK 1909b, KRATZER 1918).

Caricaceae. Teilweise widersprechende Angaben. Bei *Carica papaya* nach USTERI (1907) drei bald verschwindende Antipoden (vgl. auch KRATZER 1918); HELBORN (1921a) gibt für kultivierte *Carica*-Arten an, daß fünfkernige Embryosäcke ausgebildet werden, in denen zwei Polkerne, aber keine Antipoden gebildet werden.

Loasaceae. Wohl durchwegs drei kleine, vergängliche Antipoden (HOFMEISTER 1849, 1859, KRATZER 1918).

Begoniaceae. Drei kleine Antipoden (SANDT 1921).

Datisceae. Bei *Datisca cannabina* drei vergängliche Antipoden (HIMMELBAUR 1909).

Dilleniaceae. Antipoden in fertigen Embryosäcken von *Hibbertia dentata* nicht zu finden, wahrscheinlich sehr bald degenerierend (SCHNARF 1924).

¹⁾ Da in dieser Familie im allgemeinen keine Tendenz besteht, mächtigere Antipoden zu entwickeln, läßt sich die Vermutung nicht abweisen, daß die Degeneration der einen Antipode durch die Bildung von Nekrohormonen die Förderung der beiden anderen bewirkt hat.

²⁾ „Due antipodi, quelle che sono fra loro sorelle hanno un aspetto assai simile alle sinergidi: sono queste appuntite . . . ; la terza antipode, quella che è sorella del nucleo polare inferiore, è rotondeggiante, con un ampio vacuolo al di sotto del nucleo: ha l' identico aspetto dell' oosfera, che è anch' essa sorella del nucleo polare superiore“ (CHIARUGI 1925, S. 232).

Actinidiaceae. *Saurauia* und *Actinidia* haben drei sehr bald degenerierende Antipoden (SCHNARF 1924).

Theaceae. Bei *Camellia sinensis* drei Antipoden (CAVARA 1899), bisweilen auch mehr (COHEN-STUART 1918).

Guttiferae. Bei *Hypericum*-Arten drei kleine, bald verschwindende Antipoden (SCHNARF 1914, PALM 1922a); bei *Garcinia* angeblich fehlend (TREUB 1911).

Crassulaceae. Durchwegs nur drei kleine Antipoden (D'HUBERT 1896, ROMBACH 1911, JACOBSSON-STIASNY 1913a, SOUÈGES 1927a).

Saxifragaceae. Durchwegs nur drei kleine Antipoden bekannt, die z. T. bald degenerieren (GUIGNARD 1882a, JÖNSSON 1879/80, WEBB 1902, A. FISCHER 1880, JUEL 1907, PACE 1912, VAN DER ELST 1909, GÄUMANN 1919, SCHÜRHOFF 1925a, HIMMELBAUR 1911).

Pittosporaceae. Drei, bald degenerierende Antipoden bei *Pittosporum ramiflorum*; bei *P. timorense* sind sie beständiger (BREMER 1916).

Bruniaceae. Drei kleine Antipoden (SAXTON 1910).

Podostemonaceae. Fehlend.

Hydrostachyaceae. Drei kleine, vergängliche Antipoden bei *Hydrostachys* sp. (PALM 1915).

Rosaceae. Durchwegs drei, meist kleine, bald degenerierende Antipoden (STRASBURGER 1879a, 1909a, A. FISCHER 1880, PÉCHOUTRE 1902, MURBECK 1901a, b, 1902a, FORENBACHER 1913, JUEL 1918, RUEHLE 1924).

Mimosaceae. Bei *Schrankia uncinata* und *Acacia*-Arten nach GUIGNARD (1881a) drei dickwandige, ausdauernde, jedoch nicht besonders große Antipoden.

Papilionaceae. Die *Caesalpinioideae* verhalten sich nach GUIGNARD (1881a) so wie die von ihm untersuchten Mimosaceae, während die übrigen Papilionaceae drei kleine, zartwandige, vergängliche Antipoden besitzen (vgl. auch M. M. BROWN 1917, COOK 1924b, MARTIN 1914, WEINSTEIN 1926). Bei *Medicago sativa* nach MARTIN bisweilen nur eine Antipode durch Unterdrückung einer Teilung im chalazalen Teil des Embryosackes. Vgl. auch SAXTON (1907).

Geissolomotaceae. Bei *Geissoloma marginatum* drei, früh zugrunde gehende Antipoden (STEPHENS 1910a).

Thymelaeaceae. Bei *Wikstroemia indica*, *canescens*, *Gnidia carinata* und *Daphne alpina* drei ziemlich kleine Antipoden (STRASBURGER 1909a, WINKLER 1906). Zahlreiche kleine Antipoden bei *Daphne Blagayana* (PROHASKA 1883, STRASBURGER 1884b, 1885); bei *Daphne odora* drei oder mehr (vier, fünf oder sechs), bei *D. pseudomezereum* 30 oder mehr (OSAWA 1913a); bei *Daphnopsis Schwartzii* mehr als drei (fünf werden abgebildet), bei *Thymelaea passerina* und *Dirca palustris* zahlreiche Antipoden (GUÉRIN 1915).

Elaeagnaceae. Drei Antipoden (SERVETTAZ 1909).

Lythraceae. Durchwegs drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, TISCHLER 1917). Nach TISCHLER bei *Lythrum salicaria* schwach ausgebildet, oft sekundär verschmelzend, plasmaarm, sehr bald degenerierend, bei *Cuphea platycentra* und *cyanea* in reifen Embryosäcken niemals Antipoden sichtbar.

Sonneratiaceae. Drei kleine Antipoden bei *Sonneratia apetala* (KARSTEN 1891).

Rhizophoraceae. Drei, bald degenerierende Antipoden bei *Cerrops*, *Rhizophora* und *Bruguiera* (KARSTEN 1891).

Alangiaceae. Bei *Alangium Handelii* drei kleine Antipoden (SCHNARF 1922 b).

Nyssaceae. Drei kleine Antipoden bei *Davidia involucrata* (HORNE 1909).

Combretaceae. Drei Antipoden bei *Lumnitzera racemosa* (KARSTEN 1891).

Melastomataceae. Durchwegs drei kleine, meist bald degenerierende Antipoden (RUYS 1925, ZIEGLER 1925). TASSI (1897) beschreibt die drei Antipoden von *Tibouchina holosericea* als „di forma molto variabile, a contorno non bene definito e disposte senz ordine“.

Oenotheraceae. Nur *Trapa natans* besitzt Antipoden (ISHIKAWA 1918, GIBELLI und FERRERO 1891, 1895).

Hippuridaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden bei *Hippuris vulgaris* (JUEL 1910, 1911).

Malvaceae. STENAR (1925 b) fand meist drei kleine, einkernige Antipoden, meistens kurzlebig und bei *Malva crispa*, *oxyloba*, *pusilla* und *Modiolastrum malvifolium* im fertigen Embryosack nicht mehr wahrnehmbar; bei *Anoda cristata* werden sie zweikernig, in einzelnen Fällen kommen vielleicht auch mehr als drei Antipoden vor; bei *Lavatera thuringiaca* werden sie zweikernig (Mitose beobachtet), bisweilen mehr als drei, auch in jungen Endospermstadien noch erhalten (vgl. auch JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882 a).

Tiliaceae. Nach STENAR (1925 b) drei, bald degenerierende Antipoden.

Sterculiaceae. Drei Antipoden bei *Theobroma cacao* (KULPER 1914).

Linaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden bei *Linum*-Arten (SCHÜRHOFF 1924 b). Vgl. auch BILLINGS (1901).

Oxalidaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (BILLINGS 1901, HAMMOND 1908, SCHÜRHOFF 1924 b).

Geraniaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (BILLINGS 1901, SCHÜRHOFF 1924 b).

Limnanthaceae. Bei *Limnanthes Douglasii* nur drei nackte Antipodenkerne, die bald zugrunde gehen (STENAR 1925 a).

Tropaeolaceae. Drei früh degenerierende Antipoden (WÓYCICKI 1907 b, SCHÜRHOFF 1924 b).

Erythroxylaceae. Bei *Erythroxylon novogranatense* drei, bald degenerierende Antipoden (SCHÜRHOFF 1924 b).

Zygophyllaceae. Drei Antipoden bei *Tribulus terrester* (SCHÜRHOFF 1924 b).

Cneoraceae. Bei *Cneorum tricoccum* drei, bald degenerierende Antipoden (SCHÜRHOFF 1924 b).

Rutaceae. Drei, bald degenerierende Antipoden (GUIGNARD 1882 a, OSAWA 1912, SCHÜRHOFF 1924 b, SOUÈGES 1926 b).

Simarubaceae. Wahrscheinlich drei Antipoden (SCHÜRHOFF 1924 b).

Polygalaceae. Bei *Epirrhizanthes* drei, bald degenerierende Antipoden (WIRZ 1910, SHADOWSKY 1912, REISER 1910); bei *Polygala multiflora* drei, keine Zellen bildende Kerne (CHODAT 1891); bei *chamaebuxus* und *vulgaris* Zellen bildend (JAUCH 1918, SCHÜRHOFF 1924 b).

Anacardiaceae. Drei Antipoden bei *Rhus toxicodendron* (GRIMM 1912) und *Schinus molle* (LONGO 1910b).

Aceraceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (MOTTIER 1893b, TAYLOR 1920).

Balsaminaceae. Drei, bald degenerierende Antipoden (LONGO 1907b, 1910a, OTTLEY 1918, CARROLL 1919).

Aquifoliaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden bei *Ilex aquifolium* (SCHÜRHOFF 1921a).

Celastraceae. Bei *Evonymus* drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80).

Staphyleaceae. Bei *Staphylea* drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80, RIDDLE 1905a).

Stackhousiaceae. Anfangs drei Antipoden, die sich später auf 8, 10 oder 15 vermehren (BILLINGS 1901).

Coriariaceae. Bei *Coriaria myrtifolia* und *torminalis* drei Antipoden (GRIMM 1912).

Vitaceae. Drei, bald zugrunde gehende Antipoden bei *Vitis vinifera* (BERLESE 1892). Vgl. auch BARANOV 1927.

Cornaceae. Drei, bald degenerierende Antipoden (JÖNSSON 1879/80, MORSE 1907, PALM und RUTGERS 1917).

Araliaceae. Drei, kleine, vergängliche Antipoden (DUCAMP 1902).

Umbelliferae. Die Angaben HÄKANSSONS (1923), die sich auf etwa 50 Gattungen beziehen, zeigen eine auffallende Mannigfaltigkeit der Ausbildung der Antipoden. In den meisten Fällen finden sich drei Antipoden. Sie sind vergänglich bei *Physocaulis nodosus*, *Apium graveolens*, *Anethum graveolens*. Bei *Didiscus pilosus* und *Oenanthe pimpinelloides* sind anfangs drei Antipoden vorhanden, später wird ihre Zahl vermehrt, bei der letztgenannten Art auf etwa zehn. Noch stärkere Vermehrung, bis auf etwa 20 Zellen, bei *Astrantia major* und *Eryngium planum*, während *Eryngium yuccifolium* nach JURICA (1922) drei ephemere Antipoden hat. Bei verschiedenen Arten werden die drei Antipoden zwei- oder mehrkernig, so bei *Anthriscus silvestris* (in der Regel zweikernig), *Myrrhis odorata* (in der Regel zweikernig), *Molopospermum cicutarium* (zwei-, die chalazale sogar dreikernig), *Torilis nodosa* (bis vierkernig), *Orlaya grandiflora* (oft dreikernig), *Bifora testiculata* (oft mehrkernig), *Smyrniium perfoliatum* (oft zwei- oder mehrkernig), *Petroselinum sativum* (groß, plasmaarm, oft zweikernig), *Carum carvi* (ziemlich groß, Kern sich teilend und die Tochterkerne später verschmelzend), *Heracleum sibiricum*, *sphondylium*, *villosum* (gewöhnlich zweikernig), *Laserpitium gallicum*, *siler* (groß, zweikernig), *Daucus carota* (groß, oft zweikernig). Bei *Siler trilobum* sind manchmal nur zwei Antipoden vorhanden, von denen dann eine stark vergrößert ist. Vgl. auch BEGHTEL (1925).

Plumbaginaceae. Bei *Armeria* kommen nach DAHLGREN (1916) alle drei Antipodenkerne wenigstens anfänglich in eine Zelle zu liegen, bisweilen getrennte Antipoden; bei *Acantholimon glumaceum* und *Statice bahusiensis* eine dreikernige Antipodenzelle oder auch zwei Zellen, von denen eine zweikernig ist. Vgl. auch BILLINGS (1901).

Theophrastaceae. Drei Antipoden bei *Claviija longifolia* (DAHLGREN 1916).

Primulaceae. Im allgemeinen drei, kleine, vergängliche Antipoden, nur bei *Lysimachia vulgaris* und *ephemerum* bisweilen drei, sehr große,

hirnförmige Antipoden, deren erweiterter Teil eine große Vakuole enthält (DAHLGREN 1916; vgl. auch JÖNSSON 1879/80, BROKSCHMIDT 1904, PAX 1882, HOFMEISTER 1858, BILLINGS 1901, VESQUE 1878).

Myrsinaceae. Drei Antipoden (JAENSCH 1905, DAHLGREN 1916, KARSTEN 1891).

Clethraceae. Drei kleine Antipoden (SAMUELSSON 1913).

Pirolaceae. Durchwegs drei kleine Antipoden (KOCH 1882, STRASBURGER 1879, F. M. OLIVER 1891, PELTRISOT 1904b, SAMUELSSON 1913 u. a.).

Ericaceae. Durchwegs drei kleine Antipoden (JÖNSSON 1879/80, PELTRISOT 1904a, b, SAMUELSSON 1913).

Empetraceae. Drei kleine Antipoden (SAMUELSSON 1913).

Epacridaceae. Bei *Epacris* drei kleine Antipoden (SAMUELSSON 1913), bei *Styphelia longifolia* nur drei freie Kerne (BROUGH 1923, 1924).

Diapensiaceae. Drei Antipoden (SAMUELSSON 1913).

Ebenaceae. Bei *Diospyros virginiana* gewöhnlich nur zwei Antipoden (WOODBURN 1911, HAGUE 1911), *D. Kaki* drei (YASUI 1915).

Symplocaceae. Drei Antipoden bei *Symplocos Klotzschii* (CHIRTOIU 1918).

Convolvulaceae. Drei Antipoden bei *Convolvulus* (K. PETERS 1908; vgl. auch MACPHERSON 1921).

Cuscutaceae. Drei Antipoden (K. PETERS 1908, MACPHERSON 1921).

Polemoniaceae. Drei bald verschwindende Antipoden (JÖNSSON 1879/80, BILLINGS 1901, SCHNARF 1921a).

Hydrophyllaceae. Durchaus drei, bald degenerierende Antipoden (BILLINGS 1901, JÖNSSON 1879/80, SVENSSON 1925).

Boraginaceae. Antipodialapparat meist sehr schwach ausgebildet. SVENSSON (1925) sah folgende Typen: 1. bei *Symphytum officinale* und *upplandicum*: nur drei freie Kerne, bald degenerierend und verschwindend; 2. bei *Lycopsis arvensis*, *Anchusa officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Nonnea lutea*, *Echium arcticum*: eine Zelle, die durch eine dünne Plasmahaut abgegrenzt ist, drei Kerne enthält und bald aufgelöst wird; 3. bei *Echium plantagineum*: eine zweikernige Antipodenzelle, daneben ein freier Kern; 4. *Borago officinalis*, *Lithospermum officinale*, *Cerinthe major*, *Myosotis arvensis*, *Lindelofia longiflora* und *Cynoglossum officinale*: drei kleine, bald verschwindende Zellen. (Vgl. auch HOFMEISTER 1858, GUIGNARD 1882a, LÖTSCHER 1905, ROSANOFF 1866). Bezüglich der Heliotropioideae sei bemerkt, daß SVENSSON bei *Heliotropium europaeum* eine Vermehrung der Antipoden bis sechs feststellte, wogegen diese bei *H. parviflorum* ungeteilt bleiben dürften. Stets sind sie jedoch ver- gänglich.

Solanaceae. Drei große, einkernige Antipoden bei *Solanum dulcamara*, *Atropa Belladonna*, *Nicotiana tabacum*; bei *Datura laevis* und *Hyoscyamus niger* jedoch klein und früh verschwindend (HOFMEISTER 1858, GUIGNARD 1882a, 1901b, 1902a, LÖTSCHER 1905, JÖNSSON 1879/80, SOUÈGES 1907, PALM 1922c, SVENSSON 1926).

Scrophulariaceae. Im allgemeinen drei kleine, bald verschwindende Antipoden. Bei *Melampyrum silvaticum* sind im fertigen Embryosack keine Antipoden zu sehen, vermutlich durch Degeneration der chalazalen Kerne des vierkernigen Stadiums. Bei *Alectorolophus hirsutus*

und *minor* wahrscheinlich immer nur zwei hintereinander liegende Zellen, die vordere zwei-, die hintere einkernig (SCHMID 1906). (Vgl. auch HOFMEISTER 1858, 1859, JÖNSSON 1879/80, SCHERTZ 1919, COOK 1924, LÖTSCHER 1905, GUIGNARD 1882a, BUSCALIONI 1893a, MEUNIER 1897, MICHELL 1915, LUNDQUIST 1915 u. a.)

Lentibulariaceae. Drei kleine, bald verschwindende Antipoden (MERL 1915, LANG 1901, WYLIE und YOCOM 1923).

Orobanchaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (KOCH 1877, BERNARD 1903, PERSIDSKY 1926).

Gesneriaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (COOK 1907b, SCHNARF 1921b, GLIŠIČ 1924). OEHLKERS (1923) glaubt, daß bei *Monophyllaea Horsfieldii* die Bildung von Antipoden und unterem Polkern unterbleibt, da erstere nicht festgestellt werden konnten und der primäre Endospermkern immer nur einen Nukleolus enthält; eine unsichere Angabe!

Bignoniaceae. Drei kleine Antipoden (GUIGNARD 1882a, DUGGAR 1899).

Pedaliaceae. Wahrscheinlich drei bald verschwindende Antipoden (BALICKA-IWANOWSKA 1899, OLIVER 1888).

Martyniaceae. Die Angabe F. ANDERSONS (1922), daß sich bei *Martynia louisiana* die anfangs angelegten drei Antipoden auf vier vermehren und dann vergrößern, beruht jedenfalls auf einer Verwechslung mit den vier untersten Endospermzellen (vgl. SCHNARF 1925). Vgl. ferner BALICKA-IWANOWSKA (1899).

Acanthaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden; nur bei *Aphelandra* sind sie angeblich groß und sollen als Haustorium erhalten bleiben (HARTMANN 1923).

Verbenaceae. Drei unbedeutende, bald degenerierende Antipoden (KANDA 1920, SCHNARF 1925, JÖNSSON 1879/80).

Labiatae. Durchwegs drei kleine, vergängliche Antipoden (GUIGNARD 1882a, STRASBURGER 1879a, HOFMEISTER 1858, 1859, SCHNARF 1917a).

Globulariaceae. Drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80); bei *Globularia cordifolia* nach BILLINGS (1901), groß, blasenförmig.

Myoporaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (BILLINGS 1901).

Plantaginaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (SCHNARF 1917b, SHADOWSKY 1924).

Loganiaceae. Drei Antipoden (DAHLGREN 1922).

Buddleiaceae. Drei kleine Antipoden (DOP 1913a).

Gentianaceae. Nach der Darstellung von STOLT (1921) ist im allgemeinen der Antipodialapparat kräftig entwickelt und bleibt lange erhalten. Drei einkernige Antipoden bei *Chlora perfoliata*, *Exacum affine*, *Erythraea centaurium*, *Voyria coerulea*, *Gentiana ciliata*, *pneumonanthe*, *crinita*. *Halenia elliptica* hat drei, mehrkernige, kräftig entwickelte Antipoden. Bei zahlreichen *Gentiana*-Arten kommt es nach GUÉRIN (1903) und STOLT (1921) zu einer bedeutenden Zellvermehrung (sechs und mehr), so bei *G. campestris*, *tenella*, *germanica*, *cruciata*, *nivalis* u. a., wobei die Antipodenzellen auffallend groß und ihre Kerne hypertrophisch ausgebildet sind. Wie diese *Gentiana*-Arten verhält sich nach JACOBSSON-PALEY (1920 c) auch *Sweetia longifolia*. Bei den saprophytischen, klein-

samigen Arten: *Voyria coerulea*, *Voyriella parviflora*, *Leiphaimos* sp. und *Cotylanthra tenuis* stellte OEHLER (1927) drei vergängliche Antipoden fest.

Menyanthaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (BILLINGS 1901, STOLT 1921).

Apocynaceae. Drei, wohl bald degenerierende Antipoden (BILLINGS 1901, FRYE und BLODGETT 1905, GUIGNARD 1917b).

Asclepiadaceae. Drei, z. T. bald degenerierende Antipoden (DOP 1902b, 1903a, b, FRYE 1902, BILLINGS 1901, GUIGNARD 1917a, b, SEEFELDNER 1912, FRANCINI 1927a, b).

Oleaceae. Drei Antipoden (BILLINGS 1901, GUIGNARD 1882a).

Rubiaceae. Wechselnde Ausbildung und verschiedenartiges Verhalten wurde innerhalb der Familie von LLOYD (1902) festgestellt. Bei *Crucianella*-Arten werden nach diesem Autor drei Antipoden angelegt, verschwinden aber bald, niemals waren in den Embryosäcken noch alle drei zu sehen. Bald verschwindende, kleine Antipoden werden ferner auch von JÖNSSON (1881) für *Ixora barbata* angegeben. Kräftiger entwickelte drei Antipoden sind in der Familie häufig vorhanden und vielfach wird die unterste zu einem langen Schlauch, so bei *Callipeltis cucullaria*, *Vaillantia hispida*, *Sherardia arvensis*, *Rubia tinctorum*, *Asperula*- und *Galium*-Arten (LLOYD 1902). Mehr als drei, „haustoriell“ entwickelte Antipoden bei *Putoria calabrica* (PIERPAOLI 1917); *Diodia virginiana* hat vier bis zehn Antipoden, dagegen *D. teres* nur drei (LLOYD 1902). Vgl. ferner v. FABER (1912).

Caprifoliaceae. Drei Antipoden (JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, GIGER 1913). Nach LAGERBERG (1909) bleibt bei *Sambucus* eine Antipode länger am Leben als die beiden anderen.

Adoxaceae. Bei *Adoxa moschatellina* dauert eine Antipodenzelle länger aus als die übrigen zwei (LAGERBERG 1909).

Valerianaceae. Drei Antipoden von verschiedener Lage; ihre Kerne teilen sich nach Vollendung des Embryosackes mitotisch, so daß sie zweikernig werden; bei *Centranthus macrosiphon* werden sie ausnahmsweise drei- bis vierkernig (ASPLUND 1920).

Dipsacaceae. Drei einkernige Antipoden werden bei *Dipsacus*, *Knautia* und *Succisa* von ASPLUND (1920) angegeben. Bei *Pterocephalus* sp. sind sie nach GUIGNARD (1882a) gut entwickelt. Bei *Morina longifolia* zahlreiche einkernige Antipoden schon vor der Befruchtung vorhanden (BALICKA-IWANOWSKA 1899, ASPLUND 1920). Nach LAVIALLE (1925a, b, c) vermehren sich bei *Knautia arvensis* die Antipoden und hypertrophieren darauf nacheinander (vgl. auch DOLL 1927).

Calyceraceae. Drei kleine Antipoden bei *Acicarpa tribuloides* (DAHLGREN 1915a).

Cucurbitaceae. Durchwegs drei Antipoden von verschiedener Größe und Dauer. Sehr groß bei *Micrampelis lobata* (vgl. Abb. 15, Fig. 1), sehr unbedeutend bei *Apodonthera undulata*; bei *Cucumis myriocarpus* lange ausdauernd, bei *Luffa acutangula* ephemere (KIRKWOOD 1905; vgl. auch MELLINK 1880, TILLMANN 1906, KRATZER 1918).

Campanulaceae. Drei kleine, vergängliche Antipoden (HOFMEISTER 1858, 1859, JÖNSSON 1881, GUIGNARD 1882a, BARNES 1885).

Lobeliaceae. Drei kleine, vergängliche Antipoden (WARD 1880b, VESQUE 1878, JÖNSSON 1879/80, GUIGNARD 1882a, ARMAND 1912).

Stylidiaceae. Drei bald degenerierende Antipoden bei *Styloidium* (BURNS 1900).

Compositae. Zahl und Ausbildung der Antipoden in der Familie sehr wechselnd. Drei Zellen von verschiedener Stellung — sehr häufig drei übereinander oder eine zu unterst, die beiden anderen nebeneinander — bei *Vernonia chinensis* und *cineraria* (PALM 1925), *Erigeron glabellus* (CARANO 1921), *annuus* (TAHARA 1921, HOLMGREN 1919), *Vittadinia triloba* (PALM 1922b), *Dahlia variabilis* (GOLDFLUS 1898/99), *Telekia speciosa* (GOLDFLUS 1898/99), *Cacalia hastata* (GOLDFLUS 1898/99), bei Arten der Gattungen *Senecio*, *Cineraria*, *Crassocephalum*, *Gyanura* und *Ligularia* (AFZELIUS 1924), *Centaurea macrocephala* und *crocodylium*, *Catananche lutea* (GOLDFLUS 1898/99), *Taraxacum*-Arten (SCHWERE 1896, OSAWA 1913b), *Echinops sphaericus*, *Arctium tomentosum*, *Rudbeckia laciniata* (HEGELMAIER 1889). Zum Teil wird auch die Vergänglichkeit dieser drei Antipoden hervorgehoben wie bei *Hypochaeris maculata*, *Cichorium Intybus* (HEGELMAIER 1889), *Lactuca muralis* (DAHLGREN 1920), *Crepis biennis* (SCHNARF 1919), *Hieracium*-Arten (ROSENBERG 1908) oder in jüngster Zeit bei *Calendula officinalis* (SCHÜRHOFF 1926c). Weniger als drei Antipodenzellen kommen auch vor. Diese Einschränkung der Zellbildung hängt jedoch nicht mit Verkümmern und Funktionslosigkeit zusammen, sondern im Gegenteil sind diese wenigen Antipodenzellen um so mächtiger entwickelt und erinnern ganz und gar an die am stärksten ausgebildeten Antipoden der Ranunculaceae und Papaveraceae. Eine einzige Riesenantipode fand DAHLGREN (1924) bei *Ursinia anthemidoides*. Zwei Antipodenzellen, von denen die obere zwei-, die untere einkernig ist, sind bei verschiedenen Gattungen bekannt. Die Entstehung wurde von TÄCKHOLM (1916) bei *Cosmos bipinnatus* und *Cosmidium Burridgeanum* näher verfolgt (siehe S. 160). Dieser Antipodentypus kommt vor z. B. bei *Helianthus annuus* (HEGELMAIER 1889, TÄCKHOLM 1916, DAHLGREN 1924), *Eupatorium cannabinum* und anderen Arten (HOLMGREN 1919), *Arnica montana* (AFZELIUS 1924), *Grindelia squarrosa* (HOWE 1926), *Xanthium spinosum* (HEGELMAIER 1889) u. a. Zum Teil werden die zweizelligen Antipoden sehr mächtig und können eine größere Zahl von Kernen enthalten wie bei *Bidens leucanthus* (HEGELMAIER 1889, DAHLGREN 1920), *Cosmidium Burridgeanum* und *Cosmos bipinnatus*. Daß drei Antipodenzellen mehrkernig werden, ist ebenfalls häufig gesehen worden, so bei *Chrysacoma Coma-aurea* (DAHLGREN 1920), *Galinsoga parviflora* (DAHLGREN 1920), *Tagetes signatus* (GOLDFLUS 1898/99), *Lampsana communis* (DAHLGREN 1920), *Sonchus arvensis* (DAHLGREN 1920). Zum Teil erfahren die drei Antipoden geradezu eine haustorielle Ausbildung. Bei *Othonna carnosa* (vgl. Abb. 18, Fig. 8, 9) wächst die zwei- oder einkernige basale Antipode aus der Mantelschichte „tief in die Chalaza hinein und hier schwillt ihre Spitze zu einem großen, keulenförmigen oder kugeligen Gebilde an. Ihr Kern wandert in den vergrößerten Basalteil hinunter und bildet hier einen hypertrophierten Klumpen mit mehreren Kernkörperchen“ (AFZELIUS 1924). Ähnliches Verhalten ist für *Leucanthemum lacustre*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Helianthus maximilianus* (GOLDFLUS 1898/99) und *Grindelia squarrosa* (NORRIS 1892) angegeben. Für *Othonna* gibt auch AFZELIUS an, daß in zweikernig gewordenen Zellen vielfach Kernverschmelzung stattfinden dürfte. Vielfach kommt es aber in der Familie

zu Zellteilungen in den drei primären Antipoden und AFZELIUS (1924) konnte bei *Senecio* und verwandten Gattungen die verschiedensten Grade dieser Zellvermehrung verfolgen. Vier Zellen entstehen dadurch, daß sich nur eine der primären Antipodenzellen, gewöhnlich die basale, teilt, fünf, wenn zwei, sechs, wenn alle drei eine Zellteilung durchmachen. Durch weitere Teilungen entstehen acht- bis zwölfzellige Komplexe und

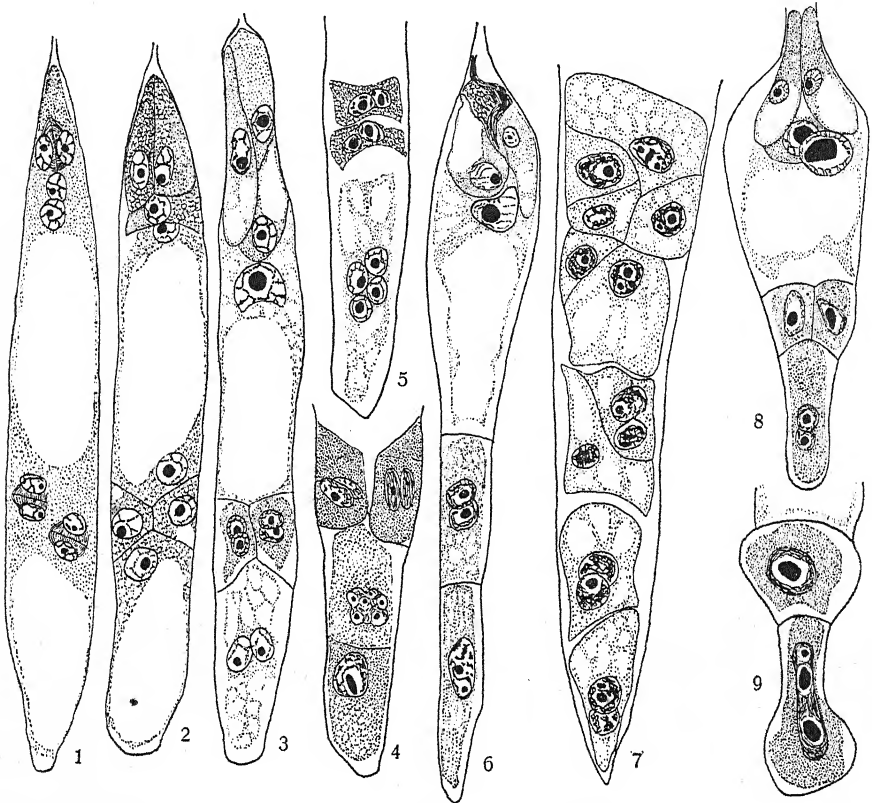


Abb. 18. Fig. 1—4. *Emilia sagittata*. Fig. 1. Letzter Teilungsschritt im Embryosack. — Fig. 2. Junger Embryosack. — Fig. 3. Älterer Embryosack mit drei zweikernigen Antipoden. — Fig. 4. Noch älteres Stadium, die unterste Antipode ist hier geteilt. — Fig. 5. *Senecio aegyptius*; Antipoden eines jungen Embryosacks mit noch freien Polkernen, die oberen zwei, die unteren vierkernig. — Fig. 6. Befruchteter Embryosack von *Senecio glutinosus* mit zwei Antipoden. — Fig. 7. Antipoden eines befruchtungsfertigen Embryosacks von *Senecio umbrosus*. — Fig. 8 und 9. *Othonna carnosae*; Fig. 8. Junger Embryosack. — Fig. 9. Ältere Antipoden, blasenförmig angeschwollen mit hypertrophierten Kernen. Nach AFZELIUS. Vergr. Fig. 6 600 fach, Fig. 8, 9 660 fach, die übrigen 1100 fach.

schließlich können Gruppen gebildet werden, die etwa 20—30 Zellen umfassen. Solche große Antipodenkomplexe beobachtete AFZELIUS bei *Senecio alpestris*, *cineraria*, *clivicolus*, *Doria*, *erucifolius*, *Jacobaea*, *umbrosa*, *Ligularia clivorum*, *japonica*, *macrophylla*, *sibirica* und zwar schien in erster Linie die basale primäre Antipodenzelle für die Vermehrung verantwortlich zu sein. Solche große Komplexe einzelliger Antipoden

werden aber auch in anderer Verwandtschaft in der Familie gefunden, z. B. bei *Galatella rigida* (GOLDFLUS 1898/99), bei *Gnaphalium*- (SCHILLER 1907) und *Antennaria*-Arten (JUEL 1900b) usw.

Alismataceae. Drei schwach entwickelte, bald degenerierende Antipoden (A. FISCHER 1880, SCHAFFNER 1896, 1897a, COOK 1907a, NITZSCHKE 1914).

Butomaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (HOLMGREN 1913, NITZSCHKE 1914, SUESSENGUTH 1919). Nach NITZSCHKE kommt bei *Limnocharis emarginata* öfters eine geringere Zahl von Antipoden dadurch zustande, daß die Teilungen im chalazalen Teile des Embryosackes gegenüber denen im mikropylaren Ende zurückbleiben.

Hydrocharitaceae. Drei meist schwach entwickelte Antipoden (BURR 1903, WYLIE 1904, RIDDLE 1905b, PALM 1915, TASSI 1900). *Enalus acoroides* hat nach SVEDELIUS (1904) ziemlich große Antipoden.

Scheuchzeriaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (A. FISCHER 1880, CAMPBELL 1898, SCHNARF 1925). Die Angabe HILLS (1900), daß bei *Triglochin maritimum* bisweilen die Zahl der Antipoden bis 14 vermehrt wird, ist unrichtig (vgl. SCHNARF 1925).

Aponogetonaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (AFZELIUS 1920).

Potamogetonaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (WIEGAND 1898, 1900, COOK 1908, HOLFERTY 1901, CAMPBELL 1897, MURBECK 1902b, GRAVES 1908, ROSENBERG 1901a).

Najadaceae. Wahrscheinlich drei bald degenerierende Antipoden (CAMPBELL 1897, GUIGNARD 1901a)¹⁾.

Triuridaceae. Bei *Sciaphila* sp. drei kleine Antipoden (WIRZ 1910).

Liliaceae. Drei Antipoden. Abweichungen von dieser Zahl selten, so bei *Gagea lutea* zuweilen zwei Zellen, von denen eine einen großen oder auch zwei gleich oder ungleich große Zellkerne hat (NĚMEC 1912). Vereinzelt wurde bei *Funkia ovata* (STRASBURGER 1878) und *Ornithogalum nutans* (STRASBURGER 1877) eine auffallende Vermehrung der Antipodenzellen beobachtet. Die drei Antipoden degenerieren vielfach bald, z. B. bei *Gasteria* sp. (STIFFLER 1925), *Allium*-Arten (ELMORE 1898), *Tofieldia calyculata* (SEELIEB 1924; vgl. dagegen die unrichtige Angabe bei LÖTSCHER 1905). Das andere Extrem bilden solche Vertreter, die große ausdauernde Antipoden mit mächtigen Kernen besitzen, wie *Tricyrtis hirta* (IKEDA 1902), *Scilla*-Arten, *Ornithogalum stachyoides* (RACIBORSKI 1893) u. a. Bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum* werden nach ERNST (1902) oft keine Zellen gebildet, „nur in ganz seltenen Fällen erhalten sie die Form des Eiapparates“. Bei *Heloniopsis breviscapa* werden die Antipodenzellen zweikernig (ONO 1926). Vgl. ferner AFZELIUS (1918), HEIMANN-WINAWER (1919), STRASBURGER (1879a), MC ALLISTER (1909, 1913, 1914), JÖNSSON (1879/80), SCHNIEWINDTHIES (1901), MELLINK (1880), HOFMEISTER (1861), FOLSOM (1916),

¹⁾ Die Angabe GUIGNARDS, daß bei *Najas maior* zwei Antipoden mit kleinen Kernen frühzeitig degenerieren, der dritte Antipodenkern erhalten bleibt und zur Zeit der Endospermabildung bedeutend vergrößert ist, beruht auf einer irrtümlichen Deutung, hervorgerufen durch die Bildung des helobialen Endosperms.

(GUIGNARD (1882a), COULTER (1897), WESTERMAIER (1897), SCHÜRHOFF (1922c), MODILEWSKI (1925) u. a.

Pontederiaceae. Drei Antipoden (W. R. SMITH 1898, 1908).

Amaryllidaceae. Drei Antipoden, bei *Pancratium maritimum* zuweilen vier (SHADOWSKY 1925a). Bei manchen Arten klein und bald degenerierend, z. B. bei *Cooperia Drummondii* (CHURCH 1916) und *Hypoxis decumbens* (STENAR 1925b). Im allgemeinen herrschen aber große, ausdauernde Antipoden mit je einem hypertrophisch werdenden Kerne vor, wie bei *Haemanthus*-Arten (STENAR 1925b, SCHLIMBACH 1924), *Vallota purpurea*, *Zephyranthes rosea*, *Ixolirion montanum*, *Bomarea Caldassii* (STENAR 1925b), *Crinum* sp. (SCHLIMBACH 1924). Die größten Antipoden innerhalb der Familie und vielleicht überhaupt bei *Nerine*-Arten (STENAR 1925b). Vgl. ferner PACE (1913), GUIGNARD (1882a), WESTERMAIER (1897), HOFMEISTER (1861), STENAR (1927) u. a.

Velloziaceae. Bei *Vellozia elegans* drei kleine, bald degenerierende Antipoden (STENAR 1925b).

Iridaceae. Drei Antipoden, vielfach groß, wie z. B. bei *Crocus* (HOFMEISTER 1849, WESTERMAIER 1890, HIMMELBAUR 1926), *Romulea* (FERRARIS 1902). Vgl. ferner GUIGNARD (1882a), DODEL (1891), HOFMEISTER (1861), WESTERMAIER (1897a), STRASBURGER (1879a).

Juncaceae. Drei kleine, bald degenerierende Antipoden (BRENNER 1922). LAURENT (1903a, b, 1904) hat unrichtigerweise angegeben, daß sich eine der Antipoden vergrößert und lange ausdauert (Verwechslung infolge der helobialen Endosperm Bildung).

Bromeliaceae. Wahrscheinlich drei bald degenerierende Antipoden (GUIGNARD 1882a, BILLINGS 1904, HOFMEISTER 1858, TISCHLER 1913).

Dioscoreaceae. Drei bald degenerierende Antipoden bei *Dioscorea villosa* (P. M. SMITH 1916) und *D. sinuata* (SUESSENGUTH 1919).

Taccaceae. Drei Antipoden (SUESSENGUTH 1919, HÅKANSSON 1921).

Burmanniaceae. Drei kleine Antipoden. Bei *Burmannia tuberosa* nur Kerne, keine Zellen (BERNARD und ERNST 1914). Vgl. ferner ERNST (1909), ERNST und BERNARD (1910, 1911, 1912a, b), PFEIFFER (1918), K. MEYER (1909), GOEBEL und SUESSENGUTH (1914).

Commelinaceae. Drei Antipoden (STRASBURGER 1879a, GUIGNARD 1882a).

Xyridaceae. Bei *Xyris indica* drei kleine bald degenerierende Antipoden (WEINZIEHER 1914).

Eriocaulaceae. Bei *Eriocaulon septangulare* drei Antipoden (W. R. SMITH 1910).

Cyperaceae. Bei *Carex*-Arten drei sehr kleine, frühzeitig degenerierende Antipoden (HEILBORN 1918). Vgl. ferner SUESSENGUTH (1919), A. FISCHER (1880).

Gramineae. Durchwegs in irgendeiner Hinsicht kräftig entwickelte Antipoden. Drei, meistens mehrkernige Antipoden bei: *Cornucopiac nocturnum* (z. T. zweikernig; GUIGNARD 1882a), *Alopecurus pratensis* (bis vierkernig; A. FISCHER 1880), *Sesleria coerulea* (A. FISCHER 1880), *Avena pubescens* (einkernig, Kerne hypertrophiert; LÖTSCHER 1905), *Melica nutans*, *altissima* (A. FISCHER 1880), *Lolium italicum*, *temulentum*

(WESTERMAIER 1890), *Coleanthus subtilis* (SCHNARF 1926). Eine verhältnismäßig geringe Vermehrung der Antipodenzahl weisen auf: *Agrostis canina* (bis 6, zweikernig; SHADOWSKY 1926), *Andropogon caucasicum* (4—6, einkernig; SHADOWSKY 1926), *A. ischaemum* (5—16, einkernig; SHADOWSKY 1926), *Avena flavescens* (5—6, vielkernig; SHADOWSKY 1926), *Chloris gayana* (6, vierkernig; SHADOWSKY 1926), *Cynodon dactylon* (6—10, fünfkernig; SHADOWSKY 1926), *Dactylis glomerata* (5—8, zwei- bis dreikernig; SHADOWSKY 1926), *Diplachne serotina* (8 bis 14, einkernig; SHADOWSKY 1926), *Ehrharta panicca* (6, zweikernig; A. FISCHER 1880), *Elymus arenarius* (6—12; HOFMEISTER 1849, 1858), *Gynerium argenteum* (8—13, einkernig; SHADOWSKY 1926), *Poa pratensis* (3—6, vielkernig; NISHIMURA 1922), *Paspalum dilatatum* (5—14, zwei- bis dreikernig; SHADOWSKY 1926), *Tragus racemosus* (3—5, einkernig; SHADOWSKY 1926), *Triticum repens* (10, dreikernig, LÖTSCHER 1905). Große Antipodenkomplexe bei: *Avena fatua* (30 und mehr, mehrkernig; CANNON 1900), *A. sativa* (30 und mehr, mehrkernig; TANNERT 1905, GOLINSKI 1893), *Briza media* (zahlreiche, mehrkernig; A. FISCHER 1880), *B. maxima* (viele; WESTERMAIER 1890), *Eulalia japonica* (15—24, zwei- bis dreikernig; SHADOWSKY 1926), *Hordeum murinum* (15; LÖTSCHER 1905), *Hordeum vulgare* (20 und mehr; LÖTSCHER 1905), *H. tetrastichum* (viele; GOLINSKI 1893), *H. sativum distichum* (WESTERMAIER 1890), *Koeleria cristata* (viele, mehrkernig; A. FISCHER 1880), *Molinia coerulea* (11—43, zweikernig; SHADOWSKY 1926), *Nardus stricta* (viele; COULON 1923), *Oplismenus undulatifolius* (10—18, zweikernig; SHADOWSKY 1926), *Oryza sativa* (viele, mehrkernig; KUWADA 1910), *Poa annua* (viele; GOLINSKI 1893), *Secale cereale* (20 oder mehr; LÖTSCHER 1905, vgl. auch FISCHER 1880, GOLINSKI 1893, WESTERMAIER 1890, HOFMEISTER 1858, 1861), *S. montanum* (viele; HOFMEISTER 1849), *Sorghum bicolor* (viele, HOFMEISTER 1849), *S. halepense* (HOFMEISTER 1861, A. FISCHER 1880), *Triticum vulgare* (viele, mehrkernig; GOLINSKI 1893), *T. compactum* var. *splendens* (36, mehrkernig; KOERNICKE 1896), *Zea mays* (25 und mehr; LÖTSCHER 1905, vgl. auch GUIGNARD 1901 c, HOFMEISTER 1849, WESTERMAIER 1890, WEATHERWAX 1919, 1926). Die größte Zahl von Antipoden ist bei *Bambusa bambos* angegeben, wo ein Komplex von etwa 60 einkernigen Zellen beobachtet wurde (SCHNARF 1926). Hinsichtlich der Lage der Antipoden vgl. SHADOWSKY (1926).

Musaceae. Drei kleine Antipoden (TISCHLER 1913, D'ANGREMOND 1912, 1915).

Zingiberaceae. Die Angabe LÖTSCHERS (1905), daß bei *Elettaria* sp. und *Costus* sp. eine Antipode vorkommt, beruht wohl auf einem Irrtum, vielleicht durch helobiales Endosperm bedingt; vgl. PALM 1915, S. 25).

Cannaceae. Drei bald degenerierende Antipoden (GUIGNARD 1882 a, WIEGAND 1900).

Marantaceae. Drei sehr kleine Antipoden (SCHACHNER 1924).

Orchidaceae. Antipodialapparat schwach entwickelt; vielfach Unterdrückung der Kernteilungsschritte im chalazalen Teile des Embryosackes und dann weniger als drei Antipoden. Vgl. AFZELIUS (1916, 1922), VERMOESEN (1911), K. HEUSSER (1915), GUIGNARD (1882 a), STRASBURGER (1879 a), BARANOW (1915, 1918), W. H. BROWN (1909), SHARP (1912), PACE (1909, 1914) u. a.

Palmae. Drei Antipoden bei *Pinanga moluccana*, *patella* (LÖTSCHER 1905 rechnet sie zu seinem Typus II), bei *Loxococcus rupicolor* meist mit 2—3 Kernen in jeder Zelle (LÖTSCHER 1905), bei *Phoenix dactylifera* klein (LLOYD 1910), bei *Actinophloeus Macarthurii* klein und ephemere (RADERMACHER 1925). Einen Embryosack ohne Antipoden (degeneriert?) sah SUESSENGUTH (1919) bei *Chamaedorea concolor*. Bei *Nipa fruticans* keine Antipoden; der primäre chalazale Kern teilt sich nicht weiter und fungiert als Polkern (RADERMACHER 1925). Drei Antipoden sah ferner BAUCH (1911) bei *Dypsis* sp., *Calyptrocalyx* sp., *Nephlosperma* sp. und *Verschaffeltia* sp. Bei den beiden letzteren bleiben die Antipoden lange erhalten.

Araceae. Die Besprechung der Antipodenverhältnisse in dieser Familie ist dadurch erschwert, daß es bei einer ganzen Anzahl von Vertretern unklar ist, ob ein auffallender „Basalapparat“ von den Antipoden oder vom Endosperm stammt. So beschreibt ROSENDAHL (1909) bei *Symplocarpus foetidus*, daß nach der Ausbildung des Endosperms eine Anzahl großer Zellen mit stark vergrößerten Kernen in der Antipodialgegend auftritt, und der Autor ist geneigt, diese von Antipoden abzuleiten (vgl. die kritische Besprechung bei JACOBSSON-STIASNY 1916, S. 88ff.). Ferner liegt nach CAMPBELL (1903) bei *Spathicarpa sagittaeifolia* der Fall vor, daß anfangs drei Antipoden vorhanden sind, die sich nach der Befruchtung vergrößern und Zellteilung erfahren. Ähnliches Verhalten wird für *Lysichiton kamtschatscense* angegeben (CAMPBELL 1899d, 1900), wo sich die Antipoden nach der Befruchtung auf etwa 10 Zellen vermehren sollen. Eine Vermehrung der Antipoden findet möglicherweise auch statt bei *Aglaonema*-Arten: 7 Antipoden bei *A. commutatum* (CAMPBELL 1900, GOW 1908b), 2—11 oder mehr bei *A. versicolor* (GOW 1908b), 5 bei *A. nitidum* (GOW 1913). Gegenüber diesen Fällen, wo eine starke Entwicklung der Antipoden, meistens im Anschluß an die Befruchtung eintritt — sofern nicht eine Verwechslung mit einem endospermalen „Basalapparat“ stattgefunden hat, der für andere Arten sicher nachgewiesen ist —, stehen andere, wo nur drei schwach ausgebildete Antipoden vorliegen. Ganz sicher gilt dies für *Arisaema triphyllum* (MOTTIER 1892, GOW 1907, 1908a, b, PICKETT 1913, 1915). Bei dieser Art sind die drei Antipoden dürftig („poorly“, PICKETT 1913) entwickelt, während bei *Dieffenbachia seguine* nach CAMPBELL (1900) drei große Antipoden beschrieben werden. Vgl. ferner MICHELL (1916), JACOBSSON-PALEY (1920a, b), SVEDELIUS (1910), JÖNSSON (1879/80), MÜCKE (1908), CAMPBELL (1905, 1912), HOFMEISTER (1861).

Lemnaceae. Drei kleine Antipoden bei *Lemna minor* (CALDWELL 1899).

Pandanaceae. Während der Entwicklung des Embryosackes treten im chalazalen Teile des Embryosackes von *Pandanus Artocarpus* 12 freie Kerne auf, ähnlich bei *odoratissimus*; bei *P. coronatus* ein großes Antipodengewebe und 2, 3 oder 6 Polkerne (CAMPBELL 1908, 1909, 1910). Die Zahl der Antipoden kann schließlich 64 übersteigen (CAMPBELL 1911). Diese Antipodenverhältnisse sind insofern ungeklärt, als wir nicht wissen, ob es sich um eine Vermehrung von drei primären Antipoden oder um 16kernige Embryosäcke handelt (vgl. JACOBSSON-STIASNY 1916, S. 112ff.).

Sparganiaceae. Bei *Sparganium simplex* ursprünglich drei Antipoden, die sich stark vermehren, auf 150 und mehr (CAMPBELL 1899c, d).

Daß tatsächlich die Antipoden in späteren Stadien sich vermehren, wurde von SCHÜRHOFF (1920b) bestätigt, der bei *Sp. minimum* eine in Kernteilung begriffene Antipodenzelle neben dem noch ungeteilten primären Endospermkern sah.

Typhaceae. DAHLGREN (1918) sah bei *Typha latifolia* drei Antipoden. SCHOENEBECK (1924) stellte bei *T. minima* fest, daß nach dem Beginne der Endospermbildung eine Vermehrung der Antipoden stattfindet.

Diese Liste zeigt zunächst, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Angiospermenembryosäcke drei Antipoden auftreten. Diejenigen Fälle, wo mehr als drei Antipodenzellen auftreten, erscheinen in Familien der verschiedensten Abteilungen des Systems gewissermaßen eingestreut; vielfach sind es nur einzelne Gattungen innerhalb der Familie, welche eine Antipodenvermehrung zeigen, z. T. *Trautvetteria* unter den Ranunculaceae, *Papaver* unter den Papaveraceae, *Daphne*, *Daphnopsis* und *Thymelaea* unter den Thymelaeaceae, *Astrantia*, *Oenanthe* und *Eryngium* unter den Umbelliferae, *Sweetia* und *Gentiana* unter den Gentianaceae, *Putoria* und *Diodia* unter den Rubiaceae, verschiedene Gattungen unter den Compositae usw. Fast immer können wir feststellen, daß diese Antipodenvermehrung in solchen Familien auftritt, wo überhaupt die Antipoden in irgendeiner Hinsicht eine auffällige Ausbildung zeigen, z. B. in ihrer Größe, in ihrer Lebensdauer, in der hypertrophischen Ausbildung ihrer Kerne, so daß also die Antipodenvermehrung nur als ein Spezialfall der Antipodenförderung erscheint. Die verschiedenen Erscheinungen dieser Förderung können entweder einzeln in den verschiedenen Arten einer Familie auftreten, indem z. B. gewisse Arten zahlreiche einkernige Antipoden, andere einige wenige mehrkernige und wieder andere nur einige wenige mit je einem, aber besonders mächtigen Kerne ausbilden. es können sich aber diese Erscheinungen auch bei einer Art kombinieren. Für beides liefern die Gramineae und Compositae gute Beispiele.

In einer Anzahl von Fällen, wo eine große Zahl von Antipoden auftritt, ist ausdrücklich festgestellt, daß zunächst drei Antipoden gebildet werden und dann erst eine Vermehrung derselben stattfindet, so bei *Cynomorium coccineum* (PIROTTA und LONGO 1901), *Stackhousia monogyna* (BILLINGS 1901), *Didiscus pilosus*, *Oenanthe pimpinelloides* (HÅKANSSON 1923), *Bellis perennis* (CARANO 1915 a), *Gnaphalium* (SCHILLER 1907), *Senecio*-Arten (AFZELIUS 1924), *Bambusa bambos* (SCHNARF 1926), *Cynodon dactylon* (SHADOWSKY 1926), *Zea mays* (WEATHERWAX 1926), *Sparganium* (CAMPBELL 1899 b, SCHÜRHOFF 1920 b), *Typha* (SCHOENEBECK 1924), hierher gehören vielleicht auch verschiedene Araceae usw. Ein Fall, in welchem ein mehrzelliger Antipodenkomplex nicht das dreizellige Stadium passieren würde, ist überhaupt unter den Embryosäcken, die sich nach dem Normaltypus entwickeln, nicht bekannt. Diese Tatsachen sind wichtig, denn sie bilden den schärfsten Einwand gegen die Anschauung, welche eine unbestimmte, größere Antipodenzahl für ein ursprüngliches und die Dreizahl für ein abgeleitetes, wenn auch vielfach fixiertes Merkmal hält (SHADOWSKY 1926). Gegen diese Anschauung spricht übrigens auch die Verteilung der mehrzelligen Antipodenkomplexe im System.

Die Vermehrung der Antipoden¹⁾ durch Zellteilung erfolgt niemals in allen Zellen gleichzeitig. Immer finden wir nur die eine oder andere Zelle des heranwachsenden Antipodenkomplexes in Teilung. Bei *Gnaphalium* ist es nach SCHILLER (1907) die unterste Antipode, die sich zuerst teilt, und dann greift erst die Teilungstendenz auf die anderen über. Im allgemeinen dürfte die Zellvermehrung durch eine Zellplatte im Anschluß an eine normale Mitose erfolgen. Anderes Verhalten wurde nur von CARANO (1915a) bei *Bellis perennis* beobachtet. Bei dieser Pflanze teilt sich der Kern einer primären Antipode amitotisch und während der Teilung entsteht eine von der Wand vorspringende Membranleiste, welche den sich teilenden Kern erreicht, ihn gewissermaßen durchschnürt und schließlich die gegenüberliegende Wand erreicht. Allgemeinere Verbreitung dürfte dieser Zellteilungsart nicht zukommen, sie dürfte nicht einmal bei *Bellis* in allen Antipodenzellen stattfinden. In späteren Entwicklungsstadien, wo sich die Antipoden schon dem Ende ihrer Laufbahn nähern, sind amitotische Kernteilungen (Zerfallteilungen) keine seltene Sache (vgl. HUSS 1906). Mit diesen ist jedoch nie eine Zellteilung verbunden.

In denjenigen Fällen, wo der fertige Embryosack weniger als drei Zellen enthält, handelt es sich meistens darum, daß im chalazalen Teile des sich entwickelnden Embryosackes die Teilungen verzögert oder gehemmt werden. Da diese Fälle später besprochen werden, soll hier nur auf das Auftreten von zwei Antipodenzellen bei einigen Compositae aufmerksam gemacht werden, wo die Entwicklung von TÄCKHOLM (1916) bei *Cosmos* und *Cosmidium* näher verfolgt worden ist. Im vierkernigen Embryosacke liegen die beiden chalazalen Kerne durch eine Vakuole voneinander getrennt übereinander. Wenn nun der letzte Kernteilungsschritt stattfindet, wird zwischen den beiden unteren Kernpaaren je eine horizontale Zellplatte ausgebildet, die zu einer Querwand wird. Auf diese Weise entsteht eine einkernige basale und darüber eine zweikernige Antipodenzelle und in beiden kommt es später zu Kernteilungen. Auf diese Weise dürfte auch bei anderen Compositen der zweizellige Antipodialapparat zustande kommen, der z. B. bei *Eupatorium cannabinum*, *anthinum* (HOLMGREN 1919), *Helianthus annuus*²⁾ (TÄCKHOLM 1916), *Bidens*-Arten (DAHLGREN 1920), *Grindelia squarrosa* (HOWE 1926), *Arnica montana* (AFZELIUS 1924), als Ausnahmefall ferner bei *Dahlia* (PALM 1915), *Silphium* (MERRELL 1900). Dieser Antipodentypus ist vor allem deshalb von Interesse, weil er nichts weniger als der Ausdruck reduzierter Ausbildung ist. Seine Entstehung dürfte mit der Stellung der beiden chalazalen Kerne im vierkernigen Stadium und mit der Verteilung von Zytoplasma und Zellsaft innig zusammenhängen. Weitere

¹⁾ Ein besonders auffallendes Verhalten der Antipoden beschreibt LAVIALLE in vorläufigen Mitteilungen (1924a, b, c) bei *Knaulia arvensis*. Hier liegen die drei ursprünglich angelegten Antipoden hintereinander. Die oberste von ihnen erfährt eine hypertrophische Ausbildung, füllt sich mit einer gelben Substanz und ergießt ihren Inhalt in den Embryosack. Dieselbe Erscheinung zeigt nun hernach die nächstfolgende Antipode und kann sich im ganzen vier- oder fünfmal vollziehen, da Zellteilungen die Zahl der Antipoden auf etwa fünf erhöhen.

²⁾ Bei dieser Pflanze hat HEGELMAIER (1899) einen anderen Entwicklungsangabe. Beim letzten Teilungsschritt soll die Kernteilung im chalazalen Teile ausbleiben und daher nur ein Polkern und zwei Antipoden gebildet werden. Eine Entwicklung, die in diesem Verwandtschaftskreise von vornherein unwahrscheinlich erscheint.

Fälle, wo weniger als drei Zellen gebildet werden, wurden im speziellen Teile angeführt; siehe z. B. Plumbaginaceae, Scrophulariaceae (*Alectorolophus*), Compositae (*Ursinia*), *Viscum*.

In manchen Fällen unterbleibt die Zellbildung um die Antipodenkerne, so nach GUIGNARD (1902 b, c) bei *Lepidium sativum* und *Capsella bursa pastoris*, nach ZIEGLER (1925) bei *Monochaetum ensiferum*, nach RUYS (1925) bei einigen Melastomataceae, nach CHODAT (1891) bei *Polygala myrtiflora* (vgl. dagegen JAUCH 1918), nach TREUB (1898), LOTSY (1899, S. 181) und ERNST (1914, S. 136) bei *Balanophora*, nach STENAR (1925 a) bei *Limnanthes Douglasii*, nach ERNST (1902) oft bei *Paris* und *Trillium*, nach BARANOW (1925) bei *Herminium monorchis* u. a. Es handelt sich da um Formen, wo ein sehr kleiner Antipodialapparat vorhanden ist, wo auch möglicherweise die später eintretende Zellbildung vom Autor übersehen worden ist, und um solche, wo frühzeitige Degeneration die Ausbildung von Zellen verhindert. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Styphelia longifolia* (BROUGH 1923, 1924), wo die drei nicht zur Bildung des Embryosackes verwendeten basalen Makrosporenkerne die Stellung und vielleicht auch die Funktion der Antipoden übernehmen und die drei Antipodenkerne in einiger Entfernung voneinander im Embryosacke liegen. Daß nackte Antipodenkerne eine hypertrophische Ausbildung erfahren, ist sehr selten und bei *Trapa natans* var. *incisa* von ISHIKAWA (1918) beschrieben worden: "The antipodials always acquire no separating walls and sooner or later each nucleus becomes chromatic, assuming an irregular shape and finally desintegrates". Oft sind hier zwei statt drei Kerne zu sehen. Daß frei gebliebene Antipodenkerne zu den Polkernen wandern und mit ihnen verschmelzen, ist bei *Ophrys myodes* (SEMIANIN 1925) und bei *Alchemilla*-Arten (MURBECK 1902 a) beobachtet worden.

Über die Größe der Antipodenzellen vgl. die Ausführungen im speziellen Teile.

Die Antipoden liegen ursprünglich natürlich immer in der Chalazaregion. In dieser verbleiben sie auch meistens, oft in das „Postament“ eingewurzelt. Manchmal bekommt die Chalaza und mit ihr auch die Antipoden durch einseitiges Wachstum des Ovulums und des Embryosackes eine seitliche Lage, wie bei vielen Labiatae (SCHNARF 1917 a), bei manchen Gramineae (SCHNARF 1926, SHADOWSKY 1926). Diese Verlagerung, die eigentlich keine Ortveränderung der Antipoden ist, denn diese bleiben an der Stelle, wo sie gebildet werden, muß von wirklichen Verlagerungen wohl unterschieden werden, die bisweilen in sehr späten Entwicklungsstadien, zur Zeit ihrer Degeneration, zustande kommen können. Zu diesen letzteren Verlagerungen muß man wohl die Beobachtung rechnen, die GUIGNARD (1902 a) an *Nicotiana tabacum* machte. Er sah nach dem ersten Endospermteilungsschritt, der unter Bildung einer Querwand erfolgt, einen Antipodenkern in der oberen, einen anderen Antipodenkern und eine Antipodenzelle in der unteren primären Endospermzelle. Hierher gehört auch ein spätes Entwicklungsstadium von *Cynodon Dactylon*, das SHADOWSKY (1926) beschreibt. In einem Stadium, wo schon ein kugelförmiger Embryo vorhanden ist, tritt ein Zerfall des mächtigen Antipodenkomplexes ein. Die Antipoden weichen auseinander und liegen — nach der vom Autor gebrachten Fig. 16 zu schließen — zum Teil auch in der Nähe des Embryos.

„Dieses Auseinanderweichen ist zweifellos der Beginn der Degeneration“¹⁾.

Über die Wand der Antipoden sind wir nur sehr mangelhaft unterrichtet. Jedoch dürfte das, was HUSS (1906) über die Ranunculaceae, Berberidaceae und Papaveraceae sagt, ziemlich allgemein gelten. HUSS gibt an, „daß die Antipoden vor der Befruchtung als Primordialzellen ohne Zellmembran aufzufassen sind. Zur Zeit des Pollenschlaucheintrittes in den Embryosack oder erst einige Zeit nach der Befruchtung wird die Zellulosemembran der Antipoden angelegt. Wahrscheinlich entsteht die Zellulosemembran der Antipoden zuerst an den Wänden, welche die Antipoden gegeneinander abgrenzen, und erst später wird gegen die Embryosackhöhlung zu Zellulose eingelagert“. Ferner hat OSTERWALDER (1898) an den großen Antipoden (vgl. Fig. 17) von *Aconitum napellus* Zellulosemembranen festgestellt. LÖTSCHER (1905) behauptet, daß die Membranen der Antipoden aus mit Eiweißstoffen imprägnierter Zellulose bestünden. Bei *Fagus sylvatica* fand BENSON (1894) zur Zeit der Befruchtung eine dicke Zellulosewand an den Antipoden. Bei *Corylus* bekommen nach NAWASCHIN (1899 c) die Antipoden Zellulosewandungen, aber nicht alle gleichzeitig und zwar erfahren die inneren Zellwände diese Umwandlung später als die äußeren. Aus diesen und anderen verstreuten Angaben darf man wohl schließen, daß die Antipoden anfangs von einer Hautschicht begrenzt sind und später vielfach von einer Zellulosewand bekleidet werden.

Die Anordnung der Antipodenzellen ist, auch wenn nur ihrer drei vorhanden sind, außerordentlich verschieden und hängt gewiß zum Teil mit den Raumverhältnissen im chalazalen Ende des Embryosackes zusammen. Häufig vorkommende Stellungen bei drei Antipoden sind:

1. Zwei liegen nebeneinander und füllen zusammen das chalazale Ende des Embryosackes aus, die dritte liegt über diesen. Diese Stellung bildet das Gegenstück zu der im Eiapparat.
2. Alle drei Antipoden liegen in gleicher Höhe nebeneinander.
3. Eine Antipode liegt an der unteren Spitze des Embryosackes und zwei liegen nebeneinander darüber.
4. Alle drei liegen in einer Linie übereinander.

Dabei ist namentlich bei Arten mit schwach ausgebildetem Antipodialapparat die Stellung auch innerhalb derselben Art durchaus nicht konstant. Auch vielzellige Antipodengruppen zeigen recht verschiedene Anordnung und Form. Bei vielen hierher gehörenden Compositae kommt gewöhnlich eine säulenartige Gesamtform zustande (vgl. Abb. 18, Fig. 7), bei *Sparganium* und *Bambusa* findet sich ein annähernd kugelig oder linsenförmiger Haufen von Antipodenzellen, flächenförmig ausgebreitet erscheint der Antipodialapparat bei *Triticum*-Arten und bei *Gentiana campestris* und Verwandten hat er die Form eines Bechers, der die ganze chalazale Hälfte des Embryosackes oder noch mehr auskleidet.

Der Inhalt der Antipodenzellen ist vor allem in denjenigen Fällen, wo diese eine bedeutende Ausbildung erfahren, bemerkenswert. Vor allem zeigen die Kerne ein außerordentlich variables Verhalten, sind aber meist in ihrem färberischen Verhalten von den Kernen des Eiapparates verschieden (vgl. RACIBORSKI 1893, PŘEDA 1897, ferner die Ausführungen

¹⁾ Vielleicht aber auch eine Wirkung eines schartigen Mikrotommessers.

bei TISCHLER 1921/22, S. 46 ff.). Wie im speziellen Teile des Abschnittes über die Antipoden besprochen wurde, kommt es vielfach zu Kernteilungen. Diese gehen in den meisten Fällen mitotisch vor sich. Wenn mehrere Teilungen in einer Zelle hintereinander folgen, können sie synchron verlaufen, wie sich z. B. aus den Betrachtungen TÄCKHOLMS (1916) an *Cosmidium Burridgeanum* ergibt. In den mächtigen vielkernigen Antipodenzellen dieser Pflanze fand TÄCKHOLM sehr häufig die Kernzahlen 4, 8, 16, 32, allerdings auch seltener die Zahlen 10, 12, 20 und 40. Die letztgenannte Zahl war die größte beobachtete und ist wohl überhaupt die größte Zahl der Kerne, die in einer Antipodenzelle je gefunden wurde. Tatsächlich gesehen wurden Mitosen bei verschiedenen Ranunculaceae von HUSS (1906), bei Valerianaceae von ASPLUND (1920), bei Gentianaceae von STOLT (1921), bei *Carum carvi* von HÅKANSSON (1923) u. a. Amitosen wurden namentlich bei hypertrophisch ausgebildeten Antipodenkernen gesehen, so bei Ranunculaceae (GUIGNARD 1881c, 1882a, MOTTIER 1895, CHAMBERLAIN 1898, SOUÈGES 1910/14), bei Gramineae (TANNERT 1905, KOERNICKE 1896), bei Gentianaceae (JACOBSSON-PALEY 1920c), bei Compositae (CARANO 1915a) u. a. Bei *Oryza sativa* konnte KUWADA (1910) sowohl direkte als indirekte Kernteilungen beobachten, ebenso SHADOWSKY (1926) bei den zahlreichen von ihm untersuchten Gramineen. Amitose ist allerdings etwas, was schwer zu beweisen und daher zweifelhaft ist. Ihr Vorkommen an mächtig entwickelten, älteren Antipodenkernen ist aber recht wahrscheinlich, wenn auch natürlich Täuschung durch amöboide Kernform und Kernverschmelzung nicht ganz ausgeschlossen ist. Kernverschmelzungen in zweikernigen Antipoden kommen tatsächlich vor und wurden zuerst von HUSS (1916) bei *Aquilegia* und *Olematis* beobachtet. Ähnliche Beobachtungen liegen vor für *Coleanthus subtilis* (SCHNARF 1926), für *Carum carvi*, wo nach HÅKANSSON (1923) bis 12 Kerne in einer Antipodenzelle auftreten können und diese alle miteinander verschmelzen. AFZELIUS (1924) hat schließlich bei 12 *Senecio*-Arten, dann bei *Cacalia suaveolens*, *Crassocephalum crepidioides* und *rubens*, *Gyanura aurantiaca* und *Ligularia tangutica* solche Verschmelzungen gesehen, die jedoch bei diesen Arten nicht regelmäßig auftreten.

Vielfach finden wir in gut ausgebildeten Antipodialapparaten Kerne, die sich durch bedeutende Größe, durch Reichtum an chromatischen Substanzen, durch auffallend großen Nukleolus, bisweilen auch durch unregelmäßige Form auszeichnen. Solche „hypertrophierte“ Kerne, die vielfach zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden sind, können wir nicht als eine Besonderheit der Antipoden betrachten, sie finden sich auch in Antherentapeten, in Endospermen, insbesondere in Endospermhaustorien, in den Suspensorzellen mancher Embryonen, vereinzelt auch in Synergiden (z. B. bei *Limnanthes* nach STENAR 1925a und bei *Allium odorum* nach SCHÜRHOFF 1922c), aber auch in ganz anderen Teilen der Pflanze, in Sekretionsorganen, in Gallenbildungen usw. Und dieser Umstand weist darauf hin, daß ähnliche Ursache und vielleicht auch ähnliche Funktion dieser Gestaltung der Kerne zugrunde liegt. Für die Antipoden der Ranunculaceae, Berberidaceae und Papaveraceae hat uns HUSS (1906) eine ausführliche Darstellung gegeben, die uns die verschiedenen Grade der Hypertrophie und die Ontogenie solcher Kerne vorführt (Abb. 16). Wir sehen hier, daß bis zu einem gewissen

Maße eine Art Vikariismus zwischen dem Grade der Hypertrophie und der Vermehrung der Antipodenkerne oder -zellen besteht. Einzelkerne von Antipoden in der ursprünglichen Dreizahl erreichen besonders große Dimensionen. Werden die Antipodenzellen vermehrt oder erfolgt Kernteilung innerhalb der Zellen, so sind die Kerne im allgemeinen weniger hypertrophisch, eine Regel, die nicht nur für die von HUSS studierten Familien gilt. Einige Beispiele werden diese Regel beleuchten:

Art	Zahl der Antipoden	Zahl der Kerne	Größe der Kerne
<i>Nigella arvensis</i>	3	1	sehr groß
<i>Trautvetteria palmata</i>	bis 11	1	nicht vergrößert
<i>Corydalis nobilis</i>	3	1	sehr groß (50 μ)
<i>Cosmidium Burridgeanum</i>	2	bis 40	nicht vergrößert
<i>Senecio alpestris</i>	20—30	1	nicht vergrößert
<i>Bambusa bambos</i>	etwa 60	1	nicht vergrößert
<i>Coleanthus subtilis</i>	3	(1 + 1) ver- schmelzend	sehr groß

Genauere Maßangaben über die Größe der Kerne fehlen leider vielfach, sie würden die genannte Regel noch besser illustrieren. Es handelt sich um eine Regel, denn bei manchen Gramineen und Gentianaceen kommt die Förderung in der Zahl und in der Größe der Kerne zum Ausdruck.

Die Förderung der eben besprochenen Antipoden prägt sich auch darin aus, daß sie eine verhältnismäßig lange Lebensdauer haben, während kleine Antipoden meist schon in frühen Entwicklungsstadien degeneriert sind. Der besonders stark ausgebildete Antipodialapparat der Ranunculaceae, Papaveraceae, Gramineae usw. erreicht den Höhepunkt seiner Entwicklung in der Regel erst nach der Befruchtung (vgl. Abb. 17, Fig. 1), zum Beginne der Endospermbildung und erfährt dann eine allmähliche Degeneration. Irgendwelche Reste der Antipoden können sogar in reifen oder fast reifen Samen nachweisbar sein, z. B. bei *Piper betel* var. *monoicum* (D. S. JOHNSON 1910). Bei *Zea mays* hat WEATHERWAX (1926) ebenfalls beobachtet, daß in fast reifen Samen Komplexe von ein- bis mehrkernigen Antipodenzellen erhalten sind, und zwar ist hier diese Erscheinung zu häufig, als daß sie als Ausnahmefall betrachtet werden könnte.

Vereinzelt liegen auch Angaben vor, die möglicherweise auf eine Förderung der Antipoden durch die Befruchtung hindeuten. *Typha minima* hat nach SCHOENEBECK (1924) drei kleine Antipoden, die erst nach der Befruchtung in Teilung treten und sich vermehren. Auch bei *Sparganium* erfolgt Vermehrung ebenfalls bald nach der Befruchtung. Leider fehlen genaue Angaben darüber, wie sich die Antipoden bei Ausschluß der Befruchtung verhalten. Bei großen Antipoden der Ranunculaceae, Berberidaceae, Papaveraceae, Gentianaceae, Compositae besteht jedenfalls kein solcher Zusammenhang zwischen Befruchtung und Entwicklung der Antipoden. Diese sind zur Zeit der Befruchtung schon fertig und mit Beginn der Endospermbildung kann allenfalls noch eine Zell- und Kernvergrößerung einsetzen. Auf einen anderen Zusammen-

hang zwischen Befruchtung und Antipodenentwicklung weist die Untersuchung SHIBATAS (1902 b) bei *Monotropa uniflora* hin. Wurden Exemplare dieser Art, die normal drei unbedeutende, bald nach der Befruchtung zugrunde gehende Antipoden besitzt, vor Bestäubung geschützt, fingen die Antipoden nach einer Woche an auszuwachsen, in extremen Fällen wurden sie enorm groß, kugelig oder blasenförmig und drängten den übrigen Embryosack zur Seite, seinen ganzen Raum einnehmend. Der Autor knüpft daran die Vermutung, daß die Befruchtung einen hemmenden Einfluß auf das Wachstum der Antipoden ausübt¹⁾. Vielleicht sind auch so die Ergebnisse BERGS (1898) aufzufassen, der bei *Narcissus poeticus*, *Muscari racemosum* und *Ornithogalum umbellatum* feststellte, daß sich die Antipoden derjenigen Pflanzen zu bedeutender Größe entwickelten, die im Wasser zur Blüte gelangt waren.

Über das in den Antipoden enthaltene Zytoplasma und in diesem eingebettete Inhaltsstoffe ist wenig zu sagen. Durch besonderen Reichtum an Zytoplasma sind namentlich die besprochenen geförderten Antipoden ausgezeichnet. In ihm treten namentlich in späteren Stadien Strukturen auf, die als Kunstprodukte, Anzeichen beginnender Degeneration, aber möglicherweise auch als Differenzierungen mit bestimmter Funktion gedeutet werden können. Von solchen problematischen Bildungen soll hier das „Ergastoplasma“ erwähnt werden, das SOUEGES (1910 b) bei den Antipoden von *Clematis*-Arten beschreibt. Hier treten in frühen Stadien, wo aber die Antipoden bereits birnförmig sind, und zwar in den stiel-förmigen Teilen fadenförmige Bildungen auf, die ungleich lang und dick, verschieden stark färbbar und zu Bündeln vereinigt sind. Die Fäden verlaufen im allgemeinen in der Längsrichtung, gegen die Basis zu endigen sie etwas vor der Zellwand, in eine netzartige Struktur übergehend; gegen den Kern zu endigen sie in einer dichten Plasmazone. Diese Fäden, die in ihrem feineren Bau aus Körnchenreihen zu bestehen scheinen, um welche sich etwas Zytoplasma verdichtet, sind zur Zeit der Reife des Embryosackes und während der Bildung der ersten Endospermkerne am besten entwickelt. Später wandeln sie sich in dickere Massen um und verschwinden allmählich. SOUEGES sieht in diesem „Ergastoplasma“ eine Differenzierung des Zytoplasmas, welche die Fähigkeit hat, aufgenommene Stoffe umzuwandeln, eine Ansicht, die nur als unsichere Hypothese gelten kann, trotzdem der Autor darauf hinweist, daß derartige Ergastoplasma für Drüsenzellen charakteristisch sei.

Im allgemeinen zeigen die Antipoden desselben Embryosackes keinerlei Unterschiede untereinander, außer solche, die durch Lageverhältnisse bedingt sind. Wirkliche Differenzierungen, die vielleicht auch auf eine Arbeitsteilung hinweisen könnten, sind selten. In erster Linie müssen da verschiedene Rubiaceae genannt werden. Bei *Callipeltis*-, *Galium*-Arten und anderen fand LLOYD (1902) drei Antipoden, von denen eine zu unterst im Embryosack lag, während die beiden anderen sich entweder neben- oder hintereinander über ihr befanden. Die unterste zeigt nun eine auffallende, an gewisse Haustorien erinnernde Verlängerung. Ähnliche haustorielle Verlängerung ist bei

¹⁾ Es ist natürlich auch die Auffassung möglich, daß der Eiapparat bei ausbleibender Befruchtung abstirbt und die Antipoden, die länger am Leben bleiben, weil sie der Nahrungszufuhr zunächst liegen, durch die Nekrohormone zu starkem Wachstum angeregt werden.

Othonna carnosa (AFZELIUS 1924) beschrieben, nur daß hier die unterste Antipode, indem sie in das chalazale Gewebe eindringt, eine blasenförmige Anschwellung erfährt (Abb. 18, Fig. 8, 9). Vgl. auch die Angaben von NORRIS (1892) über *Grindelia* und *Helianthus*¹⁾, ferner den Abschnitt über Haustorien.

Von großem Interesse sind solche Antipodialapparate, die in irgendeiner Hinsicht in ihrer Ausbildung an den Eiapparat erinnern. Hier sei zunächst das Antipodialei angeführt, das CHAMBERLAIN (1895) bei *Aster Novae Angliae* gelegentlich gesehen hat, und zwar soll diese Eizelle aus der untersten Antipode hervorgehen. Später fand OPPERMANN (1904) bei *Aster undulatus* wieder ein Antipodialei und stellte sogar Befruchtung desselben durch einen Spermakern fest. Diese Befunde haben zum Teil Widerspruch gefunden und dieser Widerspruch stützt sich darauf, daß die Ontogenie der großen Zellen in der Antipodialregion bei *Aster* zum Teil strittig ist. PALM (1914b) vermutet, daß dieses Antipodialei aus einer unteren persistierenden Makrospore hervorgehe, während ROSENBERG (1908, S. 165f.) das Auftreten aposporischer Embryosäcke zur Erklärung heranzieht. Die neuerliche Untersuchung von *Aster Novae Angliae* durch CARANO (1921) hat Entscheidendes über die Entstehung des Antipodialeies nicht gebracht, sie schließen auch die Möglichkeit nicht ganz aus, daß die Erklärungsversuche PALMS und ROSENBERGS zutreffen. Es gibt jedoch ganz unzweifelhafte Fälle, wo eine Antipode das Aussehen einer Eizelle hat. Dies wurde z. B. für *Allium odorum* zuerst von TRETJAKOW (1895) angegeben, später bestritten, in neuerer Zeit aber von HABERLANDT (1922a, S. 394) und MODILEWSKI (1925) bestätigt. „Von den drei Antipoden wachsen zwei heran und degenerieren dabei vollständig analog den beiden Synergiden. Die dritte Antipode bleibt immer lebensfähig und ist, wenn nicht in allen Einzelheiten der Eizelle, so doch in gewissem Grade morphologisch und physiologisch gleich“ (MODILEWSKI 1925, S. 10). Die physiologische Gleichheit prägt sich darin aus, daß das Antipodialei hier zu einem Embryo wird. Die Ähnlichkeit der beiden anderen Antipoden mit den Synergiden ist ebenfalls sehr weitgehend: „Das Heranwachsen der degenerierenden Synergiden und Antipoden dauert auch nach der Ausbildung des Ei- und Antipodenembryos fort, so daß bei sorgfältig fixierten Samenanlagen nicht selten zu sehen ist, wie die erwähnten angeschwollenen Zellen der Größe nach den mehrzelligen Embryonen gleich sind“ (MODILEWSKI 1925; vgl. auch SCHÜRHOFF 1922 c). Diesen Verhältnissen bei *Allium odorum* gleichen vollkommen diejenigen von *Ulmus americana*, wo SHATTUCK (1905) gelegentlich das Auftreten einer Eizelle in der chalazalen Region gesehen hat. Diese Eizelle kann nur den Antipoden entstammen und wächst zu einem Embryo aus. Gelegentlich wurde auch bei anderen Pflanzen ein Antipodialapparat beobachtet, der in Hinsicht der Stellung und des Baues seiner Zellen einem Eiapparat gleicht. DAHLGREN (1916) beobachtete bei *Lysimachia vulgaris* und *ephemerum*, daß die Antipoden bisweilen sehr groß und birnförmig ge-

¹⁾ An dieser Stelle sei die Angabe erwähnt, die HARTMANN (1923) über die Antipoden von *Aphelandra* bringt. Hier sollen die Antipoden so groß werden, daß sie einen Teil des Embryosackes einnehmen und in Form eines Haustoriums lange erhalten bleiben. Eine jedenfalls durch Verwechslung mit einem Endospermhaustorium hervorgerufene unrichtige Angabe.

staltet sind; in ihrem erweiterten, der Mitte des Embryosackes zugewendeten Teile haben sie eine große Vakuole. Er bildet einen derartigen Embryosack ab, in welchem zwei Antipoden eine geradezu verblüffende Ähnlichkeit mit den Synergiden aufweisen. Während in diesem Falle nichts darüber bekannt ist, ob auch ein Antipodenei ausgebildet ist, beschreibt CHIARUGI (1925, S. 232) bei *Cistus laurifolius* einen auffallenden Antipodialapparat: „due antipodi, quelle che sono fra loro sorelle hanno un aspetto assai simile alle sinergidi: sono come queste appuntite; la terza antipode, quelle che è sorella del nucleo polare inferiore, è rotondeggiante, con un ampio vacuolo scavato al di-sotto del nucleo: ha l'identico aspetto dell' oosfera, che è anch' essa sorella del nucleo polare superiore“. Erwähnt möge schließlich auch werden, daß ERNST (1902) bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum* feststellte, daß oft nur nackte Antipodenkerne vorhanden sind; er fügt jedoch hinzu: „nur in ganz seltenen Fällen erhalten sie (nämlich die Antipoden) das Aussehen des Eiapparates“.

Bei den bisherigen Betrachtungen wurden die auffallenden Formen der Antipoden in den Vordergrund gestellt und doch sind diese nur in einer beschränkten Anzahl von Familien vorhanden. Um eine Übersicht über die Gesamtheit der Antipodenformen zu erreichen, möge die von CHAMBERLAIN (1895) gegebene Einteilung der Antipoden wiedergegeben werden. CHAMBERLAIN unterscheidet folgende, durch Übergänge verbundene Typen:

1. Eine Gruppe verschwindender Zellen, meist drei; sie scheint funktionslos zu sein und verschwindet bald so vollständig, daß man sie in späteren Stadien überhaupt nicht mehr feststellen kann (*Casuarina*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae* u. a.).

2. Drei große Antipodenzellen, mit dem Embryosack an Größe zunehmend, anscheinend aktiv und erst nach Beginn der Endosperm-entwicklung verschwindend. Oft mit starker Vermehrung der Kerne verbunden (viele *Ranunculaceae*).

3. Gewöhnlich drei verhältnismäßig ausdauernde Zellen, nicht bemerkenswert durch Größe und Aktivität; gewöhnlich in schmalen Säcken am chalazalen Ende auftretend (viele *Sympetalen*).

4. Eine unbestimmte Zahl von Zellen, ein ausdauerndes und sehr auffallendes Gewebe bildend, das oft sein Wachstum gegen den Embryosack zu fortsetzt. Die unterste Zelle oft sehr groß, blasenförmig und vielkernig. Auftretend in engen verlängerten Embryosäcken (gewisse *Compositae*).

Diese Einteilung hat gewisse Fehler, vor allem reißt sie die zusammengehörenden Typen 1 und 3, ferner 2 und 4 auseinander. Eine andere Einteilung stammt von LÖTSCHER (1905). Dieser unterscheidet

1. Antipoden als nackte Protoplasten oder lose Zellen,
2. Antipoden als rundlicher Zellkomplex,
3. Antipoden als Einzelzellen oder Zellkomplex von langgestreckter Gestalt, und bringt diese Gruppen in engste Verbindung mit ihrer Funktion. Die Funktion der ersten Gruppe bestehe vorwiegend in der Auflösung oder Resorption des Nuzellus, die zweite soll die Verarbeitung oder Umbildung der dem Embryosack zugeführten Stoffe als Hauptaufgabe haben und die dritte als Haustorien dienen.

Damit sind wir bei der Frage nach der Funktion der Antipoden angelangt, einem sehr viel erörterten Gebiet. Während LÖTSCHER, wie wir eben gesehen haben, eigentlich allen Antipodenformen eine Funktion zuerkennt, hat WESTERMAIER (1890) nur in den stark ausgebildeten Antipoden mancher Pflanzen einen anatomisch-physiologischen Apparat gesehen, der im Dienste der Ernährung steht. Genauer hat sich GOEBEL (Organographie, 1. Aufl., S. 805) über die Funktion der großen Antipoden, z. B. der Ranunculaceae, geäußert, indem er ihnen das Vermögen zuschreibt, eine Art Enzym für die Auflösung des Nuzellusgewebes abzusondern. Von anderen Autoren, die sich zugunsten einer ernährungsphysiologischen Rolle wenigstens gewisser Antipoden ausgesprochen haben, sei auch OSTERWALDER (1898) genannt, der bei *Aconitum napellus* zur Ansicht kommt, daß deren mächtig entwickelte Antipoden wenigstens einen Teil der von unten zugeführten Nährflüssigkeit aufnehmen und ihn „entweder verändert oder unverändert an den Inhalt des Embryosackes abgeben und so eine Art Drüsenfunktion übernehmen“. In ähnlicher Weise zieht IKEDA (1902) aus den zytologischen Befunden an den Antipoden, dem Bau des benachbarten Gewebes, insbesondere des Leitweges („conducting passage“) in der Chalaza und den mikrochemischen Befunden den Schluß, daß bei *Tricyrtis hirta* die Antipoden der Mittelpunkt für die Assimilation der Nährstoffe seien. GUÉRIN (1903) betrachtet die großen Antipoden gewisser *Gentiana*-Arten als ein Organ, das befähigt ist, das Integument aufzulösen. PIERPAOLI (1917) sieht in dem Antipodialapparat von *Putoria calabrica* ein Haustorium, das die in den nicht funktionierenden Archesporzellen vorhandenen Stoffe dem sich entwickelnden Embryosacke und der Eizelle zuführt und ähnliche Ansichten äußert LLOYD (1902) für andere Rubiaceae. Die mächtigen Antipodenzellen von *Cosmos*, *Cosmidium* und *Helianthus* werden von TÄCKHOLM (1916) als Leitorgane für die Nährstoffe aufgefaßt, wogegen es unsicher sei, ob ihnen eine verdauende Tätigkeit zuzuschreiben sei. Nach GOLDFLUS (1898/99) haben die Antipoden der Compositen im allgemeinen eine ähnliche Bedeutung: „Elles semblent donc représenter l'intermédiaire entre le sac embryonnaire et les substances digestibles élaborées par l'ovule“.

Diese Ansichten, denen sehr leicht noch weitere angefügt werden könnten, sollen beleuchten, daß wenigstens die stark entwickelten Antipoden in verschiedenen Familien von den meisten Autoren, die sich mit ihnen beschäftigt haben, als ein irgendwie ernährungsphysiologisch wirkender Apparat aufgefaßt werden. Die Gründe, die zu einer solchen Auffassung drängen, sind im wesentlichen folgende:

1. Die Lage der Antipoden am unteren Ende des Embryosackes, wo im allgemeinen der Leitstrang der Samenanlage endigt, zwingt zu der Annahme, daß die zugeführten Nährstoffe die Antipodialregion passieren müssen.

2. Die Ausbildung und vor allem der feinere Bau der Antipodenzellen weist auf eine ähnliche Funktion hin, wie sie im allgemeinen Drüsenzellen zukommt.

3. Der weibliche Gametophyt wird sozusagen als ein selbständiges Individuum aufgefaßt, das von der Pflanze nicht so direkt wie eine Knospe oder Blüte ernährt wird; es ist ein Vermittlungsorgan notwendig, das die von dem Sporophyten erzeugten Nährstoffe aufnimmt und sie in

andere Stoffe umwandelt, die vom heranwachsenden Gametophyten aufgenommen werden können. Dieses Vermittlungsorgan sind vielfach die Antipoden.

Dieser letztere Gedanke, der eine gewisse physiologische Selbständigkeit der Makrospore und dessen, was aus ihr hervorgeht, betont, ist eigentlich von keinem Autor klar ausgesprochen worden, schwebt aber zweifellos manchen von ihnen vor, wie LÖTSCHER und IKEDA.

Den Ansichten über die ernährungsphysiologische Rolle gewisser Antipoden ist am schärfsten HUSS (1906) entgegengetreten, der diese Auffassung mindestens für die von ihm untersuchten Antipoden als teleologisch ablehnt. Die mächtige Entwicklung dieser Zellen ist ihm nicht der Ausdruck einer Funktion, sondern die Folge ihrer Lage an einer Stelle, durch welche ein Strom von Nährstoffen hindurchgeht. Diese Antipoden betrachtet er auf Grund ihres gesamten Baues als Zellhypertrophien, mit ähnlichen Bildungen in Gallen vergleichbar.

Diese einseitige Auffassung von der passiven Rolle der Antipoden bei der Ernährung erscheint wohl nur demjenigen verständlich, der grundsätzlich jede physiologische Deutung einer Struktur als teleologisch ablehnt. Daß reichliche Ernährung hypertrophische Ausbildung insbesondere der Kerne bedingen kann, ist zweifellos, widerspricht aber nicht der Ansicht, daß auch hypertrophierte Zellen eine aktive Rolle spielen können. Für eine solche vermittelnde Auffassung hat sich u. a. auch JUEL (1907, S. 28) ausgesprochen; er sieht in den deutlich hypertrophierten Antipoden zum mindesten ein in gewissen Stadien der Entwicklung fungierendes „Speicherorgan“.

Das stärkste Argument, das zugunsten einer ernährungsphysiologischen Tätigkeit wenigstens gewisser Antipoden angeführt werden kann, darf man in dem Umstand erblicken, daß am Grunde des Embryosackes außerordentlich häufig Strukturen besonderer Art zu finden sind, die bei aller Mannigfaltigkeit doch gewisse gemeinsame Züge aufweisen. Diese Strukturen sind bald Antipoden, bald werden sie von einem Basalapparat im Sinne SCHÜRHOFFS gebildet, das ist entweder eine auf fallende Anhäufung von freien Endospermkernen in einer mächtigen Zytoplasmamasse oder eine basale Zelle, die bei helobialer Endospermbildung angelegt wird und meistens Kern- oder Zellteilungen erfährt oder ein Chalazahaustorium. Wenn die Ansicht PALMS (1914b, 1915) richtig ist, daß bei *Solidago serotina* und *Aster Novae Angliae* untere Makrosporen persistieren und das Aussehen von Antipoden annehmen können¹⁾, sind auch Makrosporen in diesem Zusammenhang zu nennen. Wir sehen also, daß ganz verschiedenwertige Organe zu einer Zeit an der Basis des Embryosackes auftreten, wo dieser besonders reichlicher Ernährung bedarf, zu der Zeit nämlich, da die Entwicklung des Embryos eingeleitet wird. Es dürfte sich unter diesen Umständen empfehlen, den Begriff Basalapparat nicht auf die Endospermbildungen zu beschränken, sondern ihm einen weiteren Umfang zu geben und mit ihm alle diese analogen Bildungen zusammenzufassen und im besonderen einen antipodialen, endospermalen und makrosporischen Basalapparat zu unterscheiden. Wenn wir alle diese Basalapparate nicht als Hypertrophien, die nur durch ihre Lage im Nahrungsstrom erzeugt worden sind, auf-

¹⁾ Vgl. diesbezüglich auch LANGLET (1925).

fassen wollen, können wir sie nur als Organe gleicher Funktion, als Organe, die bei der Ernährung des weiblichen Gametophyten tätig sind, betrachten. Wir müssen dabei auch betonen, daß eine Art Vikariismus zwischen den Basalapparaten verschiedener Wertigkeit besteht. Solche Familien oder Gattungen, welche einen stark entwickelten, antipodalen Basalapparat haben, wie Ranunculaceae, Berberidaceae, Gramineae, Compositae, gewisse Amaryllidaceae usw., haben keinen endospermalen. Wo ein solcher stark entwickelt ist, wie bei den Juncaceae, den meisten Familien der Helobiae, Bicornes und Tubiflorae, sind die Antipoden klein und vergänglich¹⁾. Es läßt sich wahrscheinlich kaum eine Ausnahme von dieser Regel finden. Gerade dieser Umstand spricht dafür, daß die verschiedenen Basalapparate eine ganz bestimmte ernährungsphysiologische Aufgabe erfüllen. Strittig kann nur die Art und Weise sein, wie sie dieser genügen.

Damit soll nicht gerade gesagt sein, daß die Antipoden, die vor der Befruchtung degenerieren, schlechthin funktionslos seien. Die oben angeführte Meinung LÖTSCHERS, daß die Antipoden seines ersten Typus vorwiegend der Auflösung oder Resorption des Nuzellus dienen, ist allerdings schlecht gestützt. Vielfach wird der Nuzellus schon während des zwei- und vierkernigen Embryosackstadiums aufgelöst, also bevor noch Antipoden da sind, ferner kann Auflösung und Resorption eines Gewebes stattfinden, ohne daß irgend eine enzymausscheidende Drüse vorhanden ist. Aber es gibt doch auch Fälle, wo gewisse Erscheinungen darauf hinweisen, daß auch kleine, vergängliche Antipoden eine Zeitlang eine aktive Rolle im Leben des Gametophyten spielen. Bei *Tropaecolum maius* (WÓYCICKI 1907b) zeigen die drei kleinen Antipoden zur Zeit, da das untere Ende des Embryosackes in das umgebende Gewebe eindringt, eine Veränderung. Sie verlieren „ihre scharfen Umgrenzungen, sie verschmelzen in eine allgemeine plasmatische, infolge ihrer Überfüllung mit Vakuolen stark blasig erscheinende Masse, an welcher gewöhnlich hinter einer großen Vakuole ihre ausgewachsenen Kerne liegen“. Die Kerne werden für kurze Zeit hypertrophisch und verschwinden allmählich völlig und zwar lange vor der Befruchtung. —

Die Endospermanlage, d. i. die zwischen den Antipoden und dem Eiapparat gelegene Zelle (NAWASCHIN 1909; vgl. S. 131), ist fast immer wesentlich größer als die beiden polaren Zellgruppen und ihr Wachstum bestimmt im großen und ganzen die Form und die Dimensionen

¹⁾ In diesem Zusammenhang kann darauf hingewiesen werden, daß zum Teil auch zwischen der Ausbildung der Synergiden und der Antipoden eine Art Ausgleich zu bestehen scheint, auf welchen von SOUÈGES (1912) hingewiesen worden ist. „Chez les Ranunculacées, les antipodes atteignent, en général, de grandes dimensions; par contre, comme en témoignent les nombreux dessins fournis par les auteurs . . . les synergides sont relativement peu développées. Chez les *Adonis*, où exceptionnellement, l'on ne rencontre des antipodes peu différenciées, les synergides, les noyaux polaires et les noyaux d'albumen présentent des dimensions notablement plus grandes que chez les *Clematis* et les *Anemone*, par exemple.“ Ein noch besseres Beispiel als *Adonis* bietet *Limnanthes Douglasii*, wo die Antipoden außerordentlich klein und vergänglich sind, dagegen die Synergiden sehr groß, plasmareich und mit hypertrophierenden Kernen ausgestattet sind (STENAR 1925a). Dagegen haben die Gramineen schwach ausgebildete und bald degenerierende Synergiden, während der Antipodialapparat außerordentlich gefördert ist. Diese Umstände sind geeignet darauf hinzuweisen, daß die stark entwickelten Antipoden gewisser Gruppen auch vor der Embryobildung für das Leben des Gametophyten von Bedeutung sind.

des Embryosackes. Die Endospermanlage enthält zunächst wenigstens zwei freie Kerne, von denen der eine — der obere Polkern — ein Enkelkern des primären mikropylaren Kernes, der andere — der untere Polkern — ein Enkelkern des primären chalazalen Kernes ist. In jungen Stadien findet man die Polkerne daher in der Nähe derjenigen Zellgruppe, mit der sie die Abstammung gemeinsam haben. In älteren ist ihre Stellung sehr verschieden. Im allgemeinen kann man nur sagen, daß die Polkerne die Neigung zeigen sich aneinanderzulegen.

In den meisten Fällen zeigen die Polkerne so große Übereinstimmung, daß man nicht erkennt, welcher dem primären mikropylaren und welcher dem primären chalazalen Kerne entstammt, sobald sie sich aneinandergelegt haben. In einigen Fällen sind jedoch deutliche Unterschiede beobachtet worden. Bei *Anthemis tinctoria* ist nach HOLMGREN (1915) der obere bedeutend größer und kernsaftreicher als der untere. Ebenso bei *Adonis autumnalis* nach SOUÈGES (1912) und bei *A. aestivalis* nach HEGELMAIER (1885); ein Größenunterschied, der sichtlich damit zusammenhängt, daß schon der primäre mikropylare Kern größer ist als der primäre chalazale. Derselbe Unterschied zwischen den Polkernen wurde auch von SVENSSON (1925) oft bei den Boraginaceae beobachtet. Dagegen ist bei *Lilium martagon* und *Fritillaria meleagris* der untere Polkern größer als der obere (GUIGNARD 1889).

Die beiden Polkerne verschmelzen entweder vor, während oder nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack (siehe darüber den Abschnitt Kernverschmelzung in dem Kapitel Befruchtung). Unter den Stellungen, die die beiden aneinanderliegenden Polkerne oder deren Verschmelzungsprodukt — der sekundäre Embryosackkern, auch Zentralkern oder primärer Endospermkern genannt — bei den verschiedenen Pflanzen einnehmen, ist diejenige in der Nähe des Eiapparates sehr häufig. In diesem Falle ist meist eine große Vakuole unter ihnen im Embryosacke zu sehen. Liegen sie in der Mitte des Embryosackes oder in der Nähe der Antipoden, so führt oft ein Zytoplasmastrang vom Eiapparat zu ihnen. Die Stellung des sekundären Embryosackkernes in der Nähe der Antipoden tritt vor allem bei solchen Pflanzen auf, wo im Anschluß an die erste Endospermteilung eine Wand in der Nähe des unteren Endes des Embryosackes angelegt wird.

Die Verschmelzung der Polkerne unterbleibt vielfach, doch nicht immer, in den diploiden Embryosäcken apomiktischer Pflanzen, ferner bei manchen sterilen Pflanzen, z. B. bei *Lilium candidum* (BERNARD 1900). Sie unterbleibt ferner oft in der Familie der Orchidaceae, wo die Endospermanlage sehr reduziert ist und auch eine Endospermbildung meist nicht einmal eingeleitet wird. Das Getrenntbleiben der Polkerne hängt hier wahrscheinlich mit frühzeitig eintretender Degeneration zusammen. Vgl. darüber NAWASCHIN (1900b), STRASBURGER (1900a), K. HEUSSER (1915), AFZELIUS (1916). In jüngster Zeit hat BARANOW (1925) bei *Herminium monorchis* festgestellt, daß die Polkerne nicht verschmelzen.

Selten ist die Endospermanlage vollkommen von Zytoplasma erfüllt (siehe S. 125), meist finden wir in ihr große Vakuolen. Von den Inhaltskörpern ist es insbesondere die Stärke, die die Beachtung der Autoren gefunden hat. Namentlich D'HUBERT (1896) hat das Auftreten der Stärke in den Embryosäcken näher verfolgt und ist zu dem Ergebnis gekommen,

daß alle von ihm untersuchten Sukkulente Stärke im Embryosack enthielten, während diese bei Nichtsukkulente im allgemeinen fehlte. Die nach Ansicht des Autors vorhandene Beziehung zwischen Stärke im Embryosack und Sukkulenz wird also dadurch stark verwischt, daß jene auch zum Teil bei Nichtsukkulente vorkommt. Es können daher doch auch noch andere Zusammenhänge bestehen. Einen solchen Zusammenhang sieht D'HUBERT in dem Umstand, daß vielfach der Ablauf der Befruchtung durch die Schwierigkeit der Bestäubung oder durch die bedeutende Länge des Griffels, den der Pollenschlauch durchwachsen muß, verlangsamt wird, und die Stärke bildet das Reservematerial, welches eine lange Existenz des Embryosackes sichert. Eine etwas andere Ansicht äußert KIRKWOOD (1905, S. 386), der in den Embryosäcken verschiedener Cucurbitaceae reichlich Stärke fand. Diese ermöglicht nach seiner Meinung vor allem eine rasche Endospermibildung. Von Interesse ist die Beobachtung KIRKWOODS, daß sich in der Umgebung des Embryosackes viel Öl nachweisen ließ, das wahrscheinlich im Embryosacke zu Stärke umgewandelt wird. Ob jetzt die Bedeutung der Stärke im Embryosack in der einen oder anderen Richtung gesucht wird, jedenfalls dient sie eine Zeitlang als Reservestoff, der vor allem in den Stadien kurz nach der Befruchtung aufgezehrt wird. Ihr Vorkommen ist in neuerer Zeit so oft beschrieben worden, daß wir kaum noch von einer Beziehung zur Sukkulenz sprechen können. Von Interesse wäre dagegen eine künftige Durchforschung der Angiospermenembryosäcke in bezug auf ihren Stärkegehalt mit anderer Fragestellung, nämlich der, ob nicht die Fähigkeit der Stärkebildung in gewissen Verwandtschaftskreisen fehlt, in anderen vorhanden ist.

Die oben berührte Erscheinung, daß der Embryosack unter Umständen längere Zeit auf das Eintreten der Befruchtung warten muß, legt es nahe, sein Schicksal zu besprechen, das eintritt, wenn die Befruchtung überhaupt ausbleibt. Die hierhergehörigen Beobachtungen sind allerdings spärlich, wohl deshalb, weil zumeist Befruchtung stattfindet. D'HUBERT (1896) fand bei dem von ihm untersuchten Cactaceenmaterial, daß oft nur eine geringe Zahl von Samen reift, die anderen infolge Ausbleibens der Befruchtung allmählich zugrunde gehen. Er fand dabei, daß die Bestandteile des Embryosackes verschiedenes Verhalten zeigen: die Antipoden gehen schon sehr bald, auch in normal sich entwickelnden Samenanlagen schon vor oder bald nach der Befruchtung zugrunde; die Eizelle geht erst zugrunde, wenn die Reservestärke verbraucht ist; dann gleich darauf sterben die Synergiden und zuletzt die Polkerne ab. D'HUBERT zieht aus diesen Befunden den Schluß, daß der Sinn dieses Geschehens darin liege, daß die Eizelle möglichst lange erhalten bleibe. Mit sicherlich noch größerer Berechtigung könnte man die Beobachtungen so deuten, daß die Eizelle empfindlicher sei als die Synergiden und die Polkerne. Sie mit den Antipoden zu vergleichen, ist hier durchaus überflüssig, da diese hier an und für sich auch in normalen Embryosäcken sehr vergänglich sind. Tatsächlich eine Langlebigkeit der Eizelle konstatiert hat DORSEY (1919) an verschiedenen kultivierten Pflaumensorten. Dieser Autor untersuchte die abfallenden Blüten und fand, daß der Blütenfall in drei Perioden vor sich geht. Der erste Blütenfall findet unmittelbar nach dem Blühen statt und die abgefallenen Blüten enthielten nur abortierte Stempel, Samenanlagen und

zum Teil auch abortierte Staubgefäße. Der zweite Blütenfall findet zwei bis vier Wochen nach dem Blühen statt und betrifft alle Blüten, in denen aus irgend einem Grunde die Befruchtung unterblieben war. Der dritte Blütenfall folgt auf den zweiten nach etwa zwei Wochen und lieferte Blüten, in denen Befruchtung stattgefunden hatte, aber die Embryobildung aufgehalten worden war. An dem Materiale des zweiten Blütenfalles stellte nun DORSEY fest, daß die Eizelle durch etwa zwei Wochen normales Aussehen zeigen und im ganzen etwa 33 Tage erhalten bleiben kann. Von den Bestandteilen des Embryosackes gehen zuerst die Antipoden zugrunde und auf diese folgt der sich niemals teilende primäre Endospermkern. SERVETTAZ (1909, S. 364), der die weiblichen Blüten von *Shephardia canadensis* bei Ausschluß männlicher Pflanzen studieren konnte, fand andere Erscheinungen. Zuerst gehen von den Teilen des Embryosackes die Eizelle und die beiden innersten (d. i. obersten) Antipoden zugrunde, dann die Synergiden, darauf der sekundäre Embryosackkern; am längsten dauert die am chalazalen Ende des Embryosackes befindliche Antipode aus. Während der Rückbildung vergrößern sich mehr oder weniger die genannten Zellen, wobei sie vakuolisieren und stärker färbbar werden, und die Eizelle löst sich von den Synergiden ab, wird kugelig und nimmt den Platz zwischen den Synergiden und den Polkernen ein. Im Gegensatz zu D'HUBERT ist der Autor daher der Überzeugung, daß der Eizelle keine Langlebigkeit zuzuschreiben sei. Auch HIMMELBAUR (1926) fand, daß in den Embryosäcken von *Crocus sativus*, wo die Befruchtung ausbleibt, die Antipoden am längsten erhalten bleiben. Ferner müssen hier STRASBURGERS (1909b) Beobachtungen an isolierten weiblichen Pflanzen von *Mercurialis annua* herangezogen werden. Hier zeigte der Embryosack zunächst eine Größenzunahme. „An den Synergiden seines Eiapparates werden homogene Kappen auffällig, die im unteren Teile Streifen zeigen. Sie stellen eine bedeutende Anschwellung der zuvor nur schwach entwickelten Fadenapparate vor. Der Inhalt des ganzen Embryosackes wird körnig fixiert. Die Synergidenkerne rücken in den unteren Teil ihrer Zellen. Auch der sekundäre Embryosackkern schwillt an und wird aufgetrieben. Die Antipoden sind kaum mehr als solche kenntlich. Dann geht die Samenanlage zugrunde.“ Starkes Wachstum¹⁾ fand STRASBURGER (1910a) auch an unbefruchtet gebliebenen Embryosäcken von *Urtica dioica*: „Der Embryosack nahm allmählich an Größe zu, bis auf das anderthalbfache des ursprünglichen Umfanges. Das Ei wuchs dabei ebenfalls, blühte dabei seine Vakuole ein und zeigte sich erfüllt von schaumig-körnigem Protoplasma. Auch der Eikern schwoll an, wobei er meist auffällig hoch in das Ei hinauf-rückte. Gleichzeitig wurde Zytoplasma und Kern der Synergiden so durchscheinend, daß es oft Mühe verursachte, sie noch zu erkennen. Es machte den Eindruck, als werde der Inhalt den Synergiden durch das Ei entzogen, als suchte dieses sich auf ihre Kosten zu ernähren“. Die wenigen Befunde gestatten über die wichtige Frage, ob wir mit

¹⁾ Dieses starke Wachstum bei ausbleibender Befruchtung erklärt wahrscheinlich auch die Riesenembryosäcke, die STENAR (1925 b, S. 36) bei einigen *Malva*-Arten fand. Sie lagen in der Nähe von Samenanlagen, deren Embryosäcke weit entwickelte Embryonen und zahlreiche Endospermkerne enthielten. Diese Riesenembryosäcke wiesen noch kein Zeichen von Degeneration auf und ihr Eiapparat war bedeutend größer als in normalen Embryosäcken.

D'HUBERT der Eizelle eine besondere Dauerhaftigkeit und Zähigkeit zuschreiben dürfen, kein sicheres Urteil. Zum Teil scheint es, daß Vorurteile die Deutung der Versuchsergebnisse beeinflußt haben, wie die oben angeführten Ansichten D'HUBERTS zeigen. Die bisher angeführten Beobachtungen betrafen nur Degenerationserscheinungen¹⁾. Es ist von Interesse, daß vereinzelt auch von progressiven Veränderungen in unbefruchtet gebliebenen Embryosäcken berichtet wird. MODILEWSKI (1925) fand in kastrierten Fruchtknoten von *Allium odorum* degenerierte Samenanlagen. „Ungefähr in der Hälfte derselben konnte ich die Anwesenheit eines größeren Zellkörpers, dessen Zellen und Kerne noch verhältnismäßig gut erhalten waren, feststellen. In den meisten von den beobachteten Fällen sind die äußeren Zellen dieser Körperchen nicht scharf von den umgebenden Resten der Samenanlage abgegrenzt und die Form dieser Zellkörper ist gewöhnlich kugelig-oval, aber mehr geometrisch unregelmäßig.“ Der Ursprung dieser Körper ist nicht genau bekannt, keinesfalls handelt es sich aber nach dem Autor um Ei- oder Antipodenembryonen. Ein derartiges Verhalten — vgl. auch die Beobachtungen WENTS und BLAAUWS (1906) bei *Dasylirion acrostichum* — ist gar nicht mehr so weit entfernt von gewissen Fällen der Apomixis, im besonderen der Adventivembryonie. Innerhalb dieser gibt es ja auch Fälle, wo ein Embryosack unabhängig von der Befruchtung eine Weiterentwicklung zeigt, die jedoch im Gegensatz zu den hier erwähnten Fällen zur Entstehung eines lebensfähigen Embryos führt.

d) Modifikationen der Entwicklung des achtkernigen Embryosackes

Wir haben bisher die typische Entwicklung in den Vordergrund gestellt. Bei dieser entsteht durch drei aufeinanderfolgende Teilungsschritte auch in der Makrospore der achtkernige Gametophyt. Diese drei Teilungsschritte verlaufen synchron, wie es für die Kernteilungen mehrkerniger Zellen die Regel ist. Der Synchronismus hängt wohl damit zusammen, daß innerhalb derselben Zelle für alle in ihr befindlichen Kerne dieselben Bedingungen herrschen. Die Bedingungen, welche die Voraussetzung der Kernteilung sind, treffen bei allen Kernen in der Zelle gleichzeitig zu.

In manchen Embryosäcken erleidet jedoch die Regel von den synchronen Teilungen eine Ausnahme dadurch, daß in der Chalazaregion eine Hemmung des Teilungsvorganges gegenüber der mikropylaren stattfindet. Die Folge davon ist die Bildung von fünf- und sechskernigen Embryosäcken, die weniger als drei Antipoden haben. Die daraus entstehenden Modifikationen sollen im folgenden kurz besprochen werden (vgl. Abb. 19, Fig. 5—12).

Die Hemmung der Kernteilungen im chalazalen Teile des Embryosackes ist vor allem bei den Orchidaceae bekannt geworden und zwar tritt sie meistens neben dem normalen synchronen Verhalten auf. Ins-

¹⁾ In allerjüngster Zeit hat CAPPALETTI (1927) die Degenerationserscheinungen in unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen bei einer Anzahl weit entfernter Pflanzen zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht. Er hat insbesondere das Verhalten des Chromatins in den Kernen des weiblichen Gametophyten genauer verfolgt und gezeigt, daß die Degeneration des letzteren nicht nach einem einheitlichen Schema verläuft.

besondere ist das Unterbleiben des letzten Teilungsschrittes in der Chalazagegend oft gesehen worden, wodurch ein sechskerniger Embryosack entsteht. Hierhergehörige Fälle sind: *Platanthera chlorantha* und *obtusata* (AFZELIUS 1922; aus dem primären chalazalen Kern entsteht eine Antipode und der untere Polkern), *Serapias pseudocordigera* (BARANOW

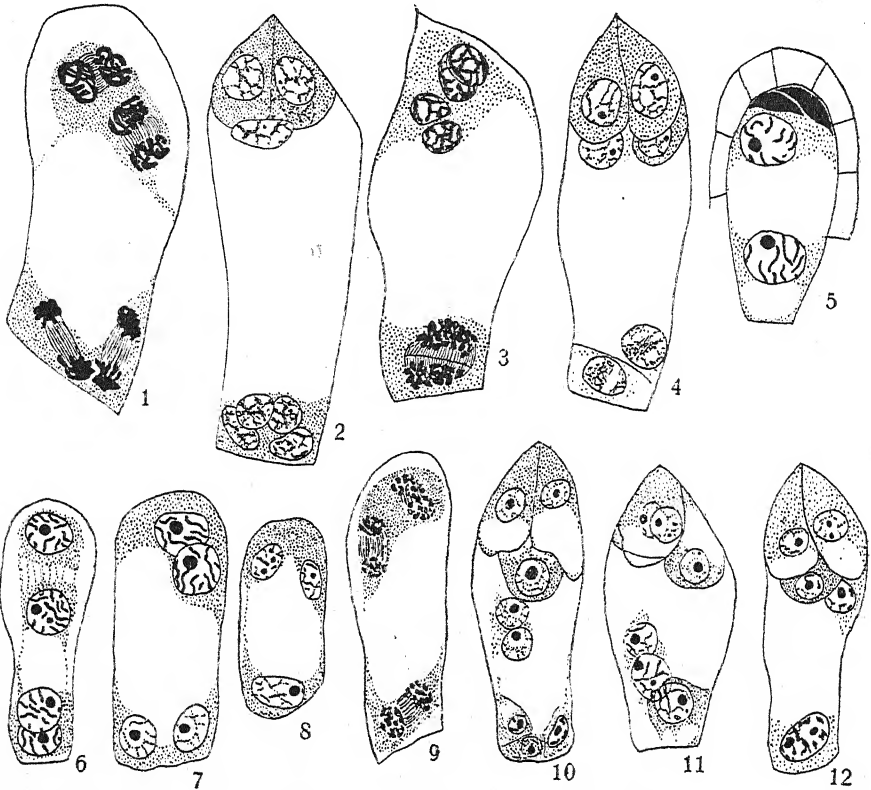


Abb. 19. Embryosäcke der Orchidaceae, deren antipodiale Region modifiziert erscheint. — Fig. 1—4. *Paphiopedilum insigne*. — Fig. 1. Letzter Teilungsschritt im Embryosack. — Fig. 2. Normaler Embryosack. — Fig. 3. Verspätung der Mitose in der antipodialen Region; die beiden chalazalen Spindeln sind außerdem zu einer einzigen Spindel verschmolzen. — Fig. 4. Sechskerniger Embryosack, aus dem Stadium der Fig. 3 entstanden. — Fig. 5—12. *Orchis morio*. — Fig. 5. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 6. Vierkerniger Embryosack, alle Kerne in Prophase. — Fig. 7. Vierkerniger Embryosack, die mikropylaren Kerne in Prophase, die chalazalen noch nicht. — Fig. 8. Primärer mikropylarer Kern geteilt, der primäre chalazale Kern noch ungeteilt. — Fig. 9. Verspätete Teilung des primären chalazalen Kernes. — Fig. 10. Achtkerniger Embryosack. — Fig. 11. Sechskerniger Embryosack. — Fig. 12. Fünfkerniger Embryosack. — Nach AFZELIUS. Vergr.: Fig. 1—4 760 fach, Fig. 4—12 855 fach.

1915; eine Antipode und der untere Polkern), *Spiranthes australis* (BARANOW 1915), *Gyrostachys gracilis*, *cernua* (PACE 1914), *Phagus grandifolius* (SHARP 1912), *Corallorhiza maculata* (SHARP 1912), *Broughtonia sanguinea* (SHARP 1912), *Chamaeorchis alpina* (AFZELIUS 1916), *Oncidium praetextum* (AFZELIUS 1916), *Orchis morio* (AFZELIUS 1916, vgl. Abb. 19, Fig. 7, 9).

Die sechskernigen Embryosäcke, die nach BROWN und SHARP (1912) bei *Epipactis pubescens* und *Paphiopedium* neben dem achtkernigen auftreten, kommen in anderer Weise, nämlich durch die Verschmelzung der beiden chalazalen Teilungsspindeln zustande (Abb. 19, Fig. 1—4).

Manchmal können sogar die beiden letzten Teilungsschritte in der chalazalen Region des Embryosackes ausbleiben, so daß der Embryosack nur fünfkernig wird. In diesem Falle zeigt der einzige chalazale Kern Zeichen früher Degeneration, so daß wir nicht wissen, ob er als unterer Polkern oder als Antipode zu betrachten ist. Solche fünfkernige Embryosäcke sind z. B. bei *Gyrostachys gracilis* und *cernua* (PACE 1914), *Orchis morio* (AFZELIUS 1916; vgl. Abb. 19, Fig. 6 u. 10), *Platanthera obtusata* und *chlorantha* (AFZELIUS 1922) beobachtet worden.

Siebenkernige Embryosäcke können dadurch entstehen, daß beim letzten Teilungsschritte sich nur einer der beiden chalazalen Kerne teilt. Dieser Vorgang wurde bei *Platanthera obtusata* (AFZELIUS 1922) und bei *Paphiopedilum insigne* (AFZELIUS 1916) gesehen.

Solche Embryosäcke mit weniger als acht Kernen, die durch gehemmte Kernteilung in der antipodalen Region zustande kommen, sind auch aus anderen Verwandtschaftskreisen bekannt. Bei *Piper subpeltatum* entstehen nach PALM (1915) zuweilen nur zwei Antipoden, der obere Polkern fungiert für sich allein als sekundärer Embryosackkern. Hierher gehört ferner *Diospyros virginiana* mit gewöhnlich zwei Antipoden (HAGUE 1911, WOODBURN 1911), *Limncharis emarginata*, wo sich der primäre chalazale Kern nur einmal oder zweimal teilt (NITZSCHEKE 1914), *Helosis guyanensis* (UMKER 1920), wahrscheinlich auch *Carica*-Arten (HEILBORN 1921a) u. a.

e) Embryosäcke von abnormalem Bau

In manchen Fällen finden sich neben völlig normal gebauten Embryosäcken auch solche, deren Bau ausgesprochen abnorm ist. Wir sind in diesen Fällen meist nicht imstande, die Ursache dieser Abnormitäten anzugeben und über deren Ontogenie etwas auszusagen. Das letztere ist ja ohne weiteres verständlich, weil nur der Zufall dem Forscher solche teratologische Fälle zu Gesicht bringt. Eine Anzahl solcher Fälle bringt die folgende Aufzählung.

Ulmus montana und *pedunculata* zeigt nach NAWASCHIN (1898b) „nicht selten Anomalien in der Zahl der Zellen, resp. der Zellkerne . . . , bald eine einzige, bald zwei Antipoden ausgebildet; statt zwei Polkerne einmal drei Kerne mitten im Embryosacke“. Vgl. auch *Ulmus americana*, wo nach SHATTUCK (1905) häufiger überzählige Kerne vorkommen.

Mercurialis annua mit einem in abnormen Fällen aus fünf bis sieben Kernen bestehenden Eiapparat (MALTE 1910).

Delphinium elatum. PERSIDSKY (1914) fand hier einen Embryosack mit zwei Eizellen und nur einer Synergide. In einem anderen Falle wies der Eiapparat fünf Zellen auf und zwar zwei Eizellen und drei Synergiden, aber es war eine Antipodenzelle vorhanden.

Rafflesia patma. ERNST und SCHMID (1913, S. 32) fanden verhältnismäßig häufig statt zweier Polkerne deren drei; solche Embryosäcke enthielten nur zwei Antipoden. Viel seltener waren vier Polkerne vorhanden, während Ei- und Antipodialapparat nur zwei Zellen besaßen. Einmal wurden fünf Polkerne und kein Eiapparat gesehen.

Papaver rhoeas. SOUÈGES (1926d) beobachtete neben normalen Embryosäcken solche von auffallend großen Dimensionen, welche eine zentrale kompakte Zytoplasmamasse mit fünf Kernen enthielten. Nach Zwischenformen zu schließen, kommt diese Bildung in der Weise zustande, daß der Eiapparat degeneriert und die drei Antipodenkerne sich nicht als Antipoden konstituieren, sondern den Polkernen anschließen. Diese Deutung wird dadurch bestätigt, daß vereinzelt eine oder zwei einkernige Antipoden ausgebildet und dementsprechend weniger Polkerne vorhanden sind.

Parnassia palustris. Ein abnormer Embryosack enthielt zwei Eiapparate. CHODAT (1903), der diesen abnormen Embryosack fand, vermutet, daß der eine derselben aus einem der Polkerne hervorgegangen war. Eine natürlich unsichere Erklärung. Außerdem wurde auch das Auftreten zweier Eizellen in demselben Embryosacke gesehen (CHODAT 1904).

Tuberaria guttata. CHIARUGI (1925) fand bisweilen den sekundären Embryosackkern von kleinen Kernen (er nennt sie Satellitenkerne) begleitet. Diese entstehen durch einen Sprossungsvorgang: „una estroffessione si forma nella parete del voluminoso nucleo, in questa estroffessione si porta poca cromatina e un piccolo nucleolo, ed infine il nucleo satellite si distacca dal rimanente del nucleo“. In einem Einzelfalle fand der Autor, daß der sekundäre Embryosackkern in drei Kerne zerfallen und in demselben Embryosacke durch eine deutliche Membran umgebene Synergiden vorhanden waren, von denen die eine drei größere und einen Satellitenkern enthielt, während die andere nur drei große Kerne aufwies. Die Eizelle war normal. Der Autor bringt diese Erscheinungen damit in Zusammenhang, daß bei dieser Art die Kerne sehr groß sind. „L'indice plasmativo-nucleare è certamente in questa assai elevato. La difficoltà di nutrizione di nuclei così voluminosi determina talvolta l'aumento di superficie della membrana nucleare per mezzo di estroffessioni, fino ad aversi la formazione di nuclei satelliti o anche una vera e propria frammentazione.“

Thea chinensis. CAVARA (1899) beobachtete als Ausnahme eine vermehrte Zahl von Zellen im Eiapparat und vier freie Kerne in der Endospermanlage.

Limnanthes Douglasii. Einmal wurde ein Embryosack beobachtet, wo alle drei Zellen des Eiapparates das Aussehen von Synergiden hatten (STENAR 1925a).

Fuchsia procumbens. Die Eizelle hat häufig das Aussehen der Synergiden. Bei *Fuchsia „Marinka“* eine Fülle abnormer Erscheinungen, die zum Teil an anderer Stelle besprochen werden (TÄCKHOLM 1915).

Lindelofia longiflora. SVENSSON (1925) sah einmal einen Embryosack mit fünf Eizellen, zwei Polkernen und einer großen Antipode.

Nicotiana, Sorte „*Deli-Tabak*“. PALM (1922c) fand bisweilen einen horizontal liegenden Embryosack mit vier bis sechs Zellen im mikropylaren Teil; die übrigen Kerne lagen frei im Zytoplasma.

Sinningia Lindleyana. Ausnahmsweise zwei Eizellen (STRASBURGER 1877).

Armeria alpina und *plantaginea*. DAHLGREN (1916) fand in einem Embryosacke: drei Synergiden, eine Eizelle, drei Polkerne und fünf Antipoden; ein andermal: vier Synergiden, zwei Eizellen, zwei Polkerne und drei Antipoden.

Plantago major. EKSTRAND (1918) fand ein Exemplar, welches häufig Anomalien aufwies. So zeigten einzelne Embryosäcke am mikropylaren Ende sieben Zellen, zwei Polkerne und sieben Antipoden. Andere sieben Zellen im Eiapparat und drei Antipoden oder drei Zellen im Eiapparat und sieben Antipoden. Ein Embryosack enthielt zwei große Kerne und eine Menge kleinerer in seinem Inneren zerstreut. Die abnormen Embryosäcke degenerieren nicht sofort und können möglicherweise auch befruchtet werden.

Luffa petola. MELLINK (1880) fand einen abnormen Embryosack, der weder Ei- noch Antipodenapparat enthielt, sondern in mehrere unregelmäßige Zellen geteilt war.

Triglochin maritimum. HILL (1900) beobachtete einmal fünf Zellen im Eiapparat.

Lilium martagon. „In zwei Fällen folgte anscheinend eine Zellteilung jeder Kernteilung, da später der Embryosack mit einem achtzelligen Gewebe gefüllt war“ (MOTTIER 1898a).

Allium odorum. MODILEWSKI (1925) sah einmal einen Embryosack mit drei Synergiden, einer Eizelle, fünf oder sechs Antipoden und zwei Polkernen.

Atamosco texana. PACE (1913) sah einmal fünf Zellen im Eiapparat.

In dieser Liste von Abnormitäten, die gewiß nicht vollständig ist, tritt vor allen öfters die Erscheinung zutage, daß im Eiapparate bisweilen mehr als eine Eizelle und zwar meistens auf Kosten der Synergiden vorhanden ist. Daß es sich dabei nicht nur um das Aussehen der Eizelle, sondern auch um die physiologischen Eigenschaften einer solchen handelt, zeigt die Beobachtung PERSIDSKYS, daß bei *Delphinium elatum* jede der zwei in demselben Embryosacke auftretenden Eizellen befruchtet werden kann. Eine weitere wiederholt vorkommende Erscheinung ist die, daß ein bestimmter Kern nicht immer eine bestimmte Stellung im Embryosacke einnimmt, sondern je nach dem Orte, wo er sich befindet, eine verschiedene Rolle spielt. Diesen Schluß hat PERSIDSKY gezogen, wenn er sagt: „Die Kerne des Embryosackes sind nicht wesentlich voneinander verschieden, da jeder von ihnen unter Umständen den Kern jeglicher im Embryosack vorhandenen Zelle repräsentieren kann, denjenigen der Eizelle, denjenigen der Synergiden oder der Antipoden und diejenigen der endgültigen Endospermanlage. Es entscheiden über den Charakter der Elemente des Embryosackes nicht nur die Eigenschaften der Kerne, sondern auch die Lage derselben im Embryosack“.

Wie wir später sehen werden, finden sich Abnormitäten besonders häufig in Embryosäcken von apomiktischen Pflanzen, ferner bei Bastarden und anderen Pflanzen, die aus irgend einem Grunde keine normale Entwicklung aufweisen. Zum Teil handelt es sich auch in der obigen Liste um solche Pflanzen. Ein Teil des Materials stammt nämlich von kultivierten und Gewächshauspflanzen, so daß vermutet werden kann, daß äußere Umstände bei der Entstehung der Abnormitäten mitgewirkt haben. Daß abnorme Embryosäcke auch als Alterserscheinung auftreten können, wurde in neuester Zeit von HABERLANDT (1927) nachgewiesen.

In diesem Zusammenhang soll auch noch das verhältnismäßig häufige Auftreten zweier Embryosäcke erwähnt werden. Diese Erscheinung kann entweder ihren Grund in der Mehrzelligkeit des Archespors haben oder darin, daß mehr als eine Makrospore derselben Tetrade zum Embryosacke

wird. Die erstere Ursache ist sicherlich in den meisten Fällen heranzuziehen, so vor allem bei vielen Rosaceae, wo das mehrzellige Archespor eine verbreitete Erscheinung ist. Oft sind mehrere junge Embryosäcke vorhanden, von denen aber meist nur einer dominiert und befruchtet wird. Weit seltener liefern Nachkommen derselben Embryosackmutterzelle fertige Embryosäcke, deren Entstehung gewöhnlich nur aus der Lage (übereinander!) mit mehr oder weniger Sicherheit zu erschließen ist. Als Beispiel für die letztere Entstehung mögen die von ISHIKAWA (1918) untersuchten *Oenothera nutans* und *pycnocarpa* genannt sein, wo sich bisweilen die oberste und unterste Tetrade gleichzeitig zu Embryosäcken entwickeln, die sogar beide befruchtet werden können.

Das Auftreten zweier Embryosäcke in demselben Ovulum kann eine der Ursachen der „falschen“ Polyembryonie sein.

5. Die abnormen Typen der Embryosackentwicklung

a) Übersicht über die Entwicklungstypen des Embryosackes

Die überwiegende Mehrzahl der Angiospermen besitzt einen im fertigen Zustande achtkernigen Embryosack, dessen Entwicklung sich in fünf Kernteilungsschritten vollzieht, von denen zwei zur Makrosporenbildung führen, während die drei folgenden die Makrospore zum Embryosack ausgestalten. Dieser Entwicklungsgang ist so verbreitet, daß man ihn lange für den einzigen hielt¹⁾. Erst die Entdeckungen, die mit der Jahrhundertwende einsetzten, machten es klar, daß in der Entwicklung des Gametophyten der Angiospermen eine Mannigfaltigkeit herrscht, die

¹⁾ An dieser Stelle möge die Auffassung, die VESQUE (1878, 1879) von der Entstehung des Embryosackes hatte, trotz ihrer nur mehr historischen Bedeutung in aller Kürze dargestellt werden. VESQUE nimmt an, daß der Embryosack durch die Verschmelzung von wenigstens zwei übereinanderliegenden Zellen entsteht. Diese Zellen gehen aus einer Zelle hervor, welche er als „cellule mère primordiale“ (Urmutterzelle) bezeichnet. Diese teilt sich oft in vier „cellules mère speciales“ (Spezialmutterzelle), die den vier Pollenkörnern, die aus einer Zelle hervorgehen, entsprechen. Infolgedessen ist für VESQUE der Embryosack einer Pollenmutterzelle homolog. Die Zellen, welche sich zur Bildung des Embryosackes vereinigen, gehen in vielen Fällen vollständig in diesem auf. In vielen Fällen werden aber keine Antipoden gebildet und dann werden diese durch „Antiklinen“, d. s. einige der aus der Embryosackmutterzelle hervorgehenden Zellen vertreten. Die Irrtümer VESQUES wurden durch die Untersuchungen vor allem STRASBURGERS und GUIGNARDS widerlegt. Es ist aber interessant, daß durch die späteren Untersuchungen verschiedener Forscher festgestellt wurde, daß in allerdings etwas anderer Weise mehrere Makrosporen zur Bildung eines Embryosackes zusammentreten können. VESQUE (1879) unterscheidet folgende Arten von „Antiklinen“:

1. „anticlines inertes“; sie gehen nach ihrer Bildung zugrunde;
2. „anticlines actives ou albuminigenes“; sie erfahren nach der Befruchtung eine neue Entwicklungsanregung, indem in ihnen Zellteilungen auftreten;
3. „anticlines cotyloides“; sie erfahren keine Zellteilungen, aber eine bedeutende Vergrößerung, sie können Blindsäcke ausbilden, welche in benachbarte Gewebe eindringen.

Wie aus den früheren und z. T. auch aus später folgenden Darstellungen hervorgeht oder hervorgehen wird, sind diese Antiklinen ganz verschiedenartige Dinge. Sie sind chalazale Makrosporen in solchen Fällen, wo der Embryosack aus einer der oberen Makrosporen hervorgeht; sie sind echte Antipoden, die übereinander stehen, wie bei manchen Kompositen und Endospermbildungen, die gerade in der Chalazagegend oft besondere Ausbildung erfahren. In manchen Fällen dürfte auch der Plasmareichtum einer unter dem Embryosack gelegenen Chalazazelle VESQUE dazu verleitet haben, ihr die Entstehung aus einer Urmutterzelle zuzuschreiben.

dazu zwingt, eine Übersicht und Ordnung innerhalb der verschiedenen Typen zu schaffen und deren Bedeutung klar zu stellen. Ein System der Embryosacktypen zu geben, ist vor allem von PALM (1915), RUTGERS (1923) und CHIARUGI (1927) versucht worden (vgl. auch SHADOWSKY (1925c).

Die Einteilung PALMS ist eine künstliche; sie benützt zwei Einteilungsgründe: die Zahl der Teilungsschritte, die von dem Stadium der Makrosporenmutterzelle bis zur Bildung der Eizelle im fertigen Embryosack notwendig ist, ferner die Zahl der Makrosporenkerne die zum Aufbau des fertigen Embryosackes Verwendung finden. Dadurch kommen wir zur folgenden Übersicht, in der die unter den Angiospermen vorkommenden Entwicklungstypen mit den Namen bezeichnet werden, die PALM verwendet.

Zahl der Makrosporen	Zahl der Teilungsschritte			
	5	4	3	2
1	Normaltypus	<i>Codiaeum</i> -Typus	<i>Dicraea</i> -Typus	—
2	—	<i>Scilla</i> -Typus	<i>Cypripedium</i> -Typus	—
4	—	<i>Peperomia</i> -Typus	<i>Lilium</i> -Typus	<i>Plumbagella</i> -Typus

Innerhalb dieser so gewonnenen Typen unterscheidet PALM verschiedene Modifikationen. Diese werden unterschieden nach der Art der Wandbildung zwischen den Makrosporenzellen, nach der Art der Auslese der den Embryosack liefernden Makrospore, nach der Entwicklung bestimmter Bestandteile des Embryosackes, nach der Verteilung der Zellen im Embryosacke usw.

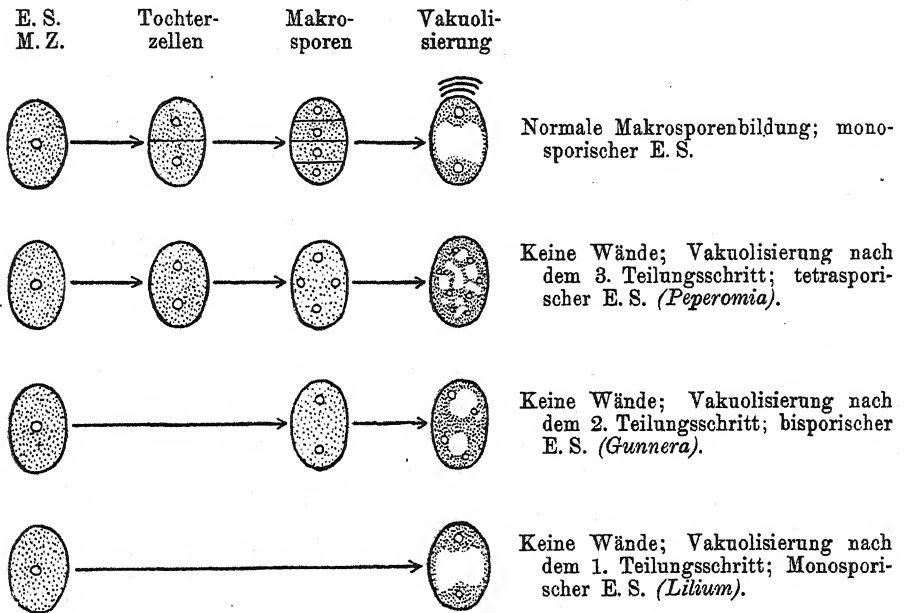
Das System von RUTGERS (1923) sucht eine größere Zahl von Einteilungsgründen zur Übersicht über die Entwicklungstypen der Embryosäcke heranzuziehen und zwar: 1. die Chromatinreduktion, 2. die Makrosporenbildung, 3. die Polarisierung, 4. die Bildung der mikropylaren und 5. die Bildung der chalazalen Kerngruppe.

Ein Teil dieser Begriffe wird von RUTGERS in ganz bestimmter Weise definiert und bedarf daher näherer Erörterung. Wir beginnen mit der Polarisierung. Darunter versteht RUTGERS die mit dem Wachstum einhergehende Längsstreckung des Embryosackes, die die Bildung eines mikropylaren und eines chalazalen Poles zur Folge hat. Sie ist begleitet von der Bildung einer Vakuole. Wie bei der Schilderung der normalen Embryosackentwicklung hervorgehoben wurde, findet die Polarisierung statt, wenn die erste Teilung des Kernes der Makrospore vor sich geht. In diesem Zeitpunkt erfolgt eine Längsstreckung derselben und zwischen den beiden Tochterkernen erscheint eine sehr charakteristische Vakuole. Der Begriff der Polarisierung fällt also mit dem zusammen, für welchen verschiedene Autoren den Ausdruck Keimung gebraucht haben.

Die Polarisierung, für welche die Vakuolenbildung gewissermaßen das charakteristische, leicht nachweisbare Merkmal bildet, ist für RUTGERS eine Funktion der Makrospore, mit anderen Worten, was vor ihr vor

sich ging, ist Makrosporenbildung und mit ihr setzt die Entwicklung des Embryosackes ein. Diese Auffassung gibt RUTGERS die Möglichkeit, Makrosporen auch dann zu erkennen, wenn keine Tetradenzellen gebildet werden. So lange das Protoplasma in einer mehrkernigen Zelle, die aus der Embryosackmutterzelle entstanden ist, ohne daß Zellgrenzen gebildet wurden, homogen bleibt, liegt noch Makrosporenbildung vor; sobald die Vakuolisierung eintritt, hat die Makrosporenentwicklung (Embryosackbildung) begonnen. Die Kerne, die vor der Vakuolisierung vorhanden sind, betrachtet RUTGERS als Makrosporenkerne. Zur Erläuterung dieser Auffassung wird noch folgende schematische Darstellung beitragen:

Schema I (nach RUTGERS)



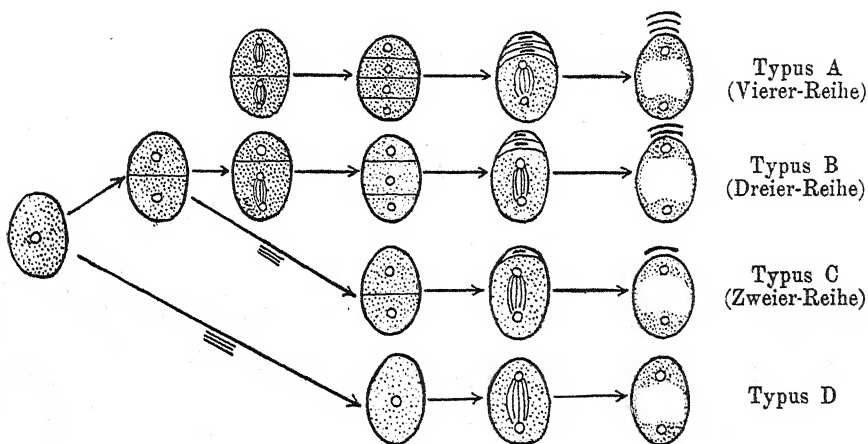
Die erste Reihe zeigt die Entwicklung nach dem Normaltypus bis zur Polarisation: es werden vier Tetradenzellen gebildet, von denen eine zum Embryosacke wird; diese ist die Makrospore auch im Sinne von RUTGERS, denn bei ihrer Weiterentwicklung tritt die Vakuole auf, welche die Polarisation kennzeichnet. In der zweiten Reihe werden keine Zellen gebildet; nach dem dritten Teilungsschritte tritt Vakuolenbildung auf; die vier Kerne, die vorher vorhanden waren, sind also Makrosporen; da alle vier Makrosporenkerne zur Bildung des Embryosackes verwendet werden, entsteht ein tetrasporischer Embryosack. Das in der dritten Reihe dargestellte Beispiel zeigt, daß nach dem zweiten Teilungsschritte Vakuolenbildung, also Polarisation eintritt; die vorher vorhandenen zwei Kerne sind also Makrosporen; da beide an der Bildung des Embryosackes teilnehmen, nennt RUTGERS diesen bisporisch. In der vierten Reihe tritt schon nach dem ersten Teilungsschritt Polarisation ein; daher ist schon der einkernige Embryosack die Makrospore und der

Embryosack monosporisch. Wenn wir die gewöhnliche Begriffsbestimmung der Makrospore, die darunter die durch die beiden Reduktionsteilungsschritte entstandenen Zellen oder Kerne versteht, zum Vergleiche heranziehen, so werden wir finden, daß sich bei den in den ersten zwei Reihen dargestellten Fällen die gewöhnliche Auffassung mit der RUTGERSschen deckt, daß aber in den letzten zwei Fällen beide Auffassungen auseinandergehen.

Je nach der Zahl der in die Bildung des Embryosackes aufgehenden Makrosporen unterscheidet RUTGERS mono-, bi-, tri- und tetrasporische Embryosäcke.

Die Zahl der Makrosporen ist nun eine verschiedene. Normalerweise werden vier Makrosporen gebildet, von denen drei degenerieren. Je nachdem nun vier oder weniger Makrosporen gebildet werden, unterscheidet RUTGERS folgende Haupttypen:

Schema II (nach RUTGERS)



Diese Haupttypen dienen ihm als Grundlage seiner Einteilung und er verwendet für sie die vier ersten großen Buchstaben als Zeichen.

A	bedeutet, daß	4	Makrosporen	gebildet	werden,
B	"	"	3	"	" "
C	"	"	2	"	" "
D	"	"	1	Makrospore	" wird.

Die Wiederholung dieser großen Buchstaben bedeutet, daß zwei oder mehr Makrosporen an der Bildung des Embryosackes teilnehmen; daher bedeutet:

A oder B oder C oder D	einen monosporischen Embryosack,
AA oder BB oder CC	" bisporischen " "
AAA oder BBB	" trisporischen " "
AAAA	" tetrasporischen " "

Da es vorkommt, daß innerhalb eines Embryosackes, der zunächst mehrsporig angelegt wird, ein oder mehr Makrosporenkerne degenerieren, werden für zugrunde gehende Makrosporen besondere Zeichen eingeführt:

α bedeutet, daß 1 Makrosporenkern,
 β " " 2 Makrosporenkerne,
 γ " " 3

innerhalb desselben Embryosackes zugrunde gehen oder doch an dem Aufbau desselben nicht teilnehmen. Die daraus sich ergebenden Möglichkeiten sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Diejenigen davon, die in der Natur nach unseren bisherigen Kenntnissen verwirklicht sind, sind durch Beispiele aus der Literatur illustriert.

	Monosporisch	Bisporisch	Trisporisch	Tetrasporisch
--	--------------	------------	-------------	---------------

Vier Makrosporen werden gebildet

Normale Wände	Typus A (Normaltypus)			
Nur nach der ersten Teilung Wandbildung	Typus A α (<i>Calopogon</i> , PACE 1909)	Typus AA (<i>Smilacina</i> , MCALLISTER 1909, 1914)		
Keine Wände	Typus A γ (<i>Clintonia</i> , SMITH 1911; <i>Avena</i> CANNON 1900)	Typus AA β	Typus AAA	Typus AAAA (<i>Peperomia</i> , JOHNSON 1914; <i>Pennaea</i> , STEPHENS 1909)

Drei Makrosporen werden gebildet

Normale Wände	Typus B (häufig)			
Nur eine Wand	Typus B α (<i>Gyrostachys</i> , PACE 1914)	Typus BB		
Keine Wand	Typus B β	Typus BB α	Typus BBB	

Zwei Makrosporen werden gebildet

Normale Wand	Typus C (<i>Trillium</i> , ERNST 1902)			
Keine Wand	Typus C <i>Piper</i> (PALM 1915)	Typus CC (<i>Gunnera</i> , SAMUELS 1912)		

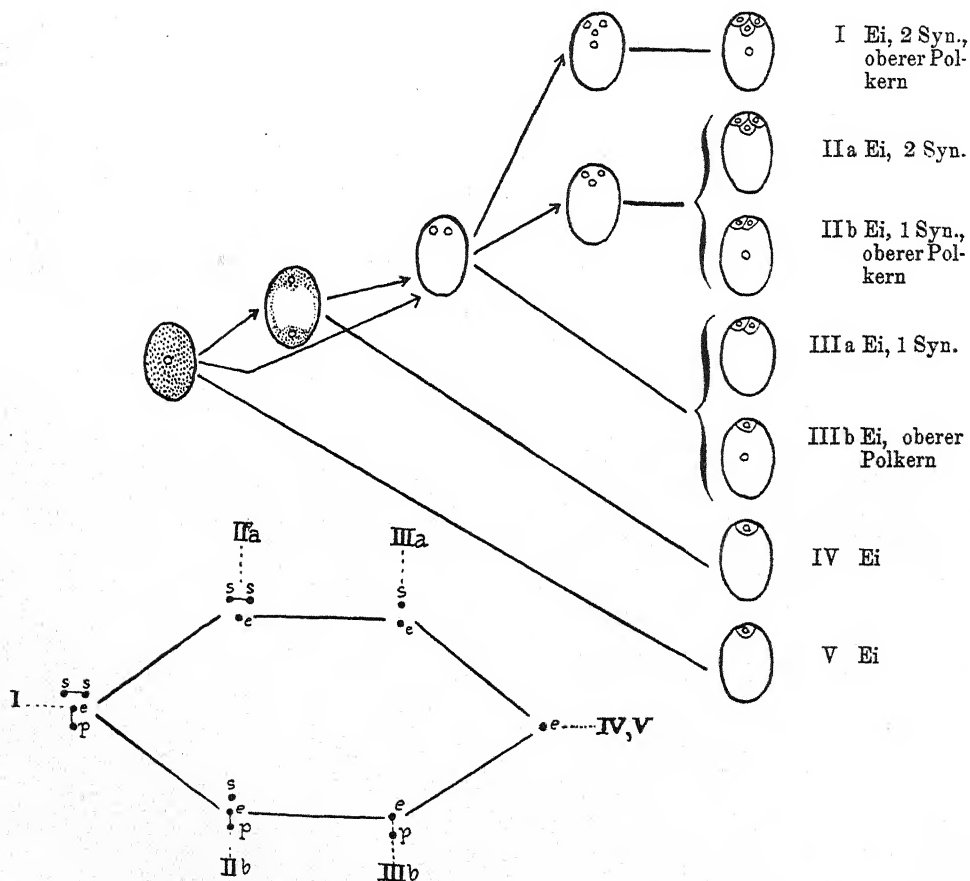
Embryosackmutterzelle = Makrospore

Typus D (<i>Plumbagella</i> , DAHLGREN 1915, 1916)			
--	--	--	--

RUTGERS ist aber weiter bestrebt, die Einteilung und Beschreibung der Embryosäcke mit Hilfe einer kurzen Formel dadurch zu vervollständigen, daß er die Ausbildung der polaren Kerngruppen in seinem System zum Ausdruck bringt. Normalerweise entsteht aus dem primären mikropylaren Kern eine Gruppe von vier Kernen in der Weise, daß er

sich zunächst durch eine längsgestellte Spindel in zwei Tochterkerne teilt. Der obere derselben teilt sich durch eine quergerichtete Spindel und liefert die beiden Synergidenkerne, der untere teilt sich durch eine längsgerichtete Spindel und erzeugt den Eikern und den unteren Polkern. Durch Reduktion ist eine Verminderung der Kernzahl denkbar und zwar stellt RUTGERS die denkbaren Möglichkeiten in der Ausbildung des Eiapparates in folgender Übersicht zusammen:

Schema III (nach RUTGERS)

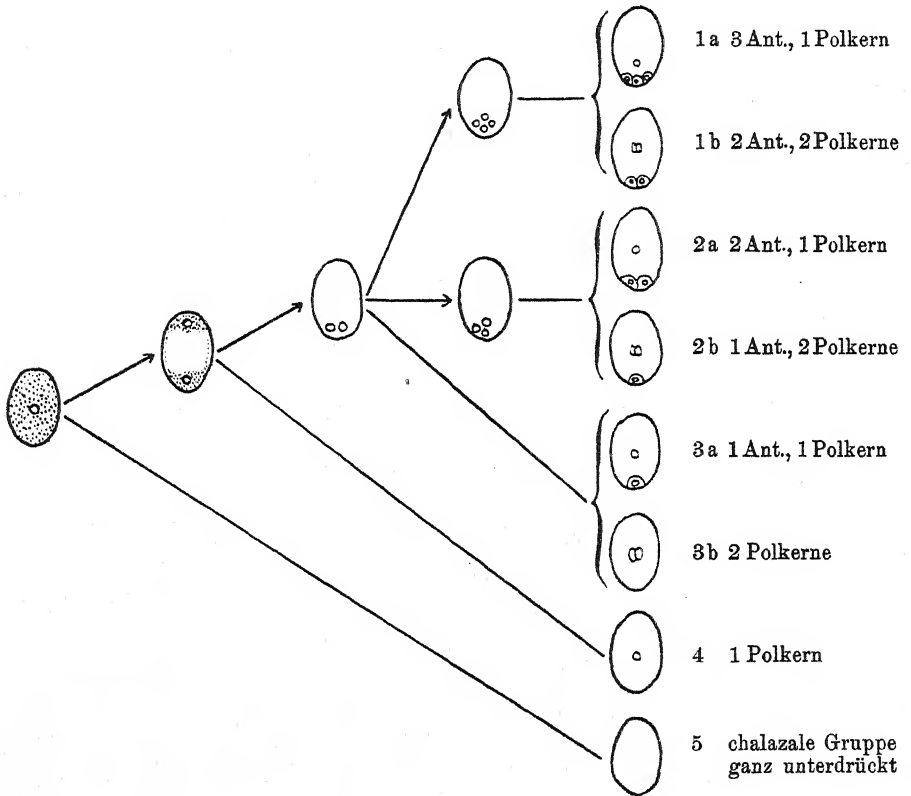


In ähnlicher Weise behandelt RUTGERS auch die chalazale Kerngruppe. Normalerweise entstehen aus dem primären chalazalen Kern durch zwei Teilungsschritte vier Kerne, drei Antipoden und der untere Polkern. Die durch die Reduktion der Teilungen sich theoretisch ergebenden Möglichkeiten sind im folgenden ebenso wie bei der mikropylaren Kerngruppe in Verbindung mit ihrer Entwicklung zusammengestellt (Schema IV).

Es kann aber auch bei der Bildung der chalazalen Gruppe eine weitere Mannigfaltigkeit dadurch zustandekommen, daß während der Entwicklung der eine oder andere Kern desorganisiert wird, und diese Möglichkeiten drückt RUTGERS durch griechische Buchstaben aus, die den obigen chalazalen Formeln angehängt werden (Schema V).

Auf diesen Grundlagen baut sich die Einteilung der Embryosäcke der Angiospermen nach RUTGERS auf. Sie berücksichtigt eine ganze Anzahl wichtiger Erscheinungen, sie kennzeichnet vor allem die Ent-

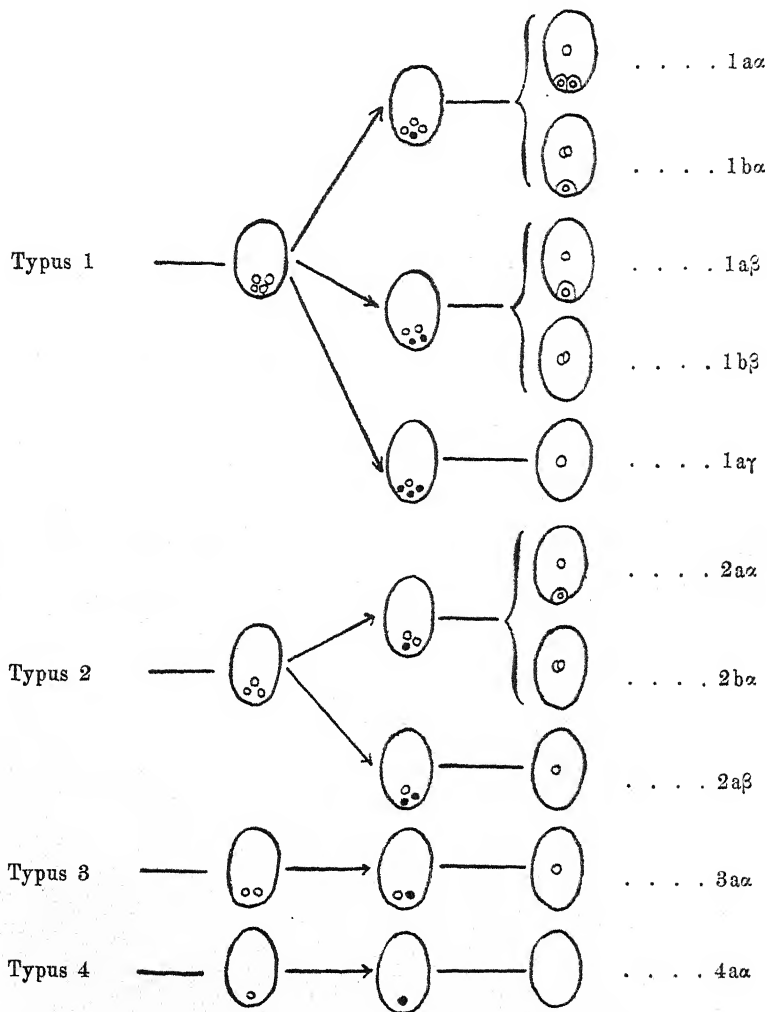
Schema IV (nach RUTGERS)



wicklung und den Bau des fertigen Embryosackes. Die im früheren erläuterte Bezeichnungsweise gestattet nun RUTGERS, die Entwicklung und den Bau des Embryosackes durch eine kurze Formel zu charakterisieren. Diese besteht aus drei Teilen. Der erste derselben drückt die Beziehungen aus, die zwischen den Makrosporen und dem Embryosacke bestehen, der zweite kennzeichnet die mikropylare und der dritte die chalazale Gruppe. Es bedeutet demgemäß A—I—1a einen Embryosack, der sich vollkommen dem Normaltypus fügt. A γ —I—5 bezeichnet einen Embryosack von folgender Entstehung: aus der Embryosackmutterzelle ist ohne Wandbildung eine Zelle mit vier Makrosporenkernen entstanden; von diesen degenerieren drei, der vierte liefert eine aus

vier Kernen bestehende mikropylare Gruppe, die den normalen Eiapparat und den oberen Polkern ausbildet; Antipoden und unterer Polkern werden überhaupt nicht entwickelt. C—I—3a bezeichnet einen Embryosack, der aus einer der Dyaden entstanden ist, sein Eiapparat und der obere Polkern sind normal entwickelt; der primäre chalazale Kern hat sich nur einmal geteilt, ein Tochterkern desselben fungiert als Antipoden-,

Schema V (nach RUTGERS)



der andere als unterer Polkern. Diese Beispiele für die RUTGERSschen Embryosackformeln mögen vorläufig genügen. Wie sich diese Bezeichnungweise bei den wichtigsten abnormalen Embryosacktypen auswirkt, wird noch später erörtert werden.

Zweifelloos hat die RUTGERSsche Bezeichnungweise den Umstand für sich, daß sie einen ganzen Komplex von Erscheinungen kurz anzugeben

gestattet. Ein Mangel in dieser Hinsicht besteht nur darin, daß sie in den Haupttypen A, B und C nichts über die Auslese der fungierenden Tetrade oder Dyade aussagt, eine, in gewissen Fällen wenigstens, doch sehr wichtige Einzelheit. Daß dagegen die Vermehrung der Antipoden, wie sie bei Gramineen, Kompositen u. a. vorkommt, in der Formel nicht zum Ausdruck kommt, kann kaum als Mangel bezeichnet werden. Bedenklicher ist hinwider der Inhalt, den RUTGERS dem Begriff der Makrospore aufgedrängt hat. Es ist zweifellos mißlich, daß Makrospore bei den heterosporen Farnen und Gymnospermen die durch die Reduktionsteilungen aus der Makrosporenmutterzelle entstandene Zelle bezeichnet und den Begriff der Mikrospore zum Gegenstück hat, während RUTGERS unter Makrospore diejenige Zelle oder diejenige Energide versteht, welche die zur Bildung des Embryosackes führende „Polarisation“ zeigt. Die RUTGERSsche Makrospore findet daher auch in der Mikrospore kein Gegenstück. Doch ist auch dieser Einwand mehr formaler Natur und durch die Wahl eines anderen Wortes zu beheben. Grundsätzlich falsch ist aber wohl die Aufstellung des Haupttypus B (Reihe von drei Makrosporen), die doch nur einen Spezialfall vom Haupttypus A bildet. Denn eine Reihe von drei entsteht dann, wenn eine Tochterzelle der Embryosackmutterzelle nach der heterotypischen Teilung degeneriert, bevor sie noch die homöotypische Teilung ausführen kann. Die Reihe von dreien besteht also aus zwei Zellen, die wirkliche Makrosporen sind und aus einer Zelle, die erst die homöotypische Teilung ausführen soll. Bei der Auslese derjenigen Zelle, die zum Embryosack werden soll, kommt nur eine der ersteren in Betracht, niemals die letztere, weil sie in Degeneration begriffen ist. Und wenn tatsächlich die letztere zum Embryosack würde, dann läge der Haupttypus C vor.

Im Anschluß an RUTGERS hat in jüngster Zeit auch RADERMACHER (1925) den Versuch gemacht, Entwicklung und Bau des Embryosackes durch Formeln auszudrücken. RADERMACHER sucht dabei auch die Auslese der Makrosporen auszudrücken, im übrigen bedeutet jedoch seine Bezeichnungsweise keinen Fortschritt gegenüber RUTGERS. Sie ist auch wegen der zahlreichen in ihr vorkommenden Typen so unhandlich, daß sie kaum einen praktischen Vorteil bietet.

Schließlich möge noch das in jüngster Zeit veröffentlichte System CHIARUGIS (1927) in seinen Grundzügen erörtert werden. Für diesen Autor ist ebenso wie für die meisten anderen Forscher der nach dem Normaltypus sich bildende Embryosack der phylogenetisch ursprünglichste und bildet daher die Grundlage seines Systems. Die fünf Teilungsschritte, die der nach dem Normaltypus sich bildende Embryosack durchmacht, sind von ungleichem Werte und CHIARUGI unterscheidet in ihnen drei Abschnitte:

1. Sporogenesis: sie umfaßt die heterotypische und homöotypische Teilung und führt zur Bildung der Makrosporen;
2. Somatogenesis: sie umfaßt das Stadium der Makrosporenkeimung (Vakuolisierung) und die darauffolgende Mitose, welche die beiden polar gelagerten Tochterkerne (Polarisation) erzeugt;
3. Gametogenesis: sie umfaßt die beiden letzten Teilungsschritte und führt zur Bildung der beiden polaren, je drei Zellen und einen freien Kern umfassenden Gruppen, die CHIARUGI als Oangien bezeichnet.

Die Ableitung der übrigen Embryosacktypen vom Normaltypus beruht nun z. T. darauf, daß die Wandbildung zwischen den Makrosporenkernen unterbleibt, also auf einem Verluste der Zellbildung. Ferner kann die somatogene Teilung unterbleiben und die Gametogenese verkürzt werden. Dagegen kann die Sporogenese innerhalb des Gebietes der normalsexuellen Fortpflanzung nicht verkürzt werden. Durch die angegebenen Reduktionserscheinungen, die bei den abgeleiteten Embryosacktypen auftreten, wird nun der morphologische Wert des Oangiums verändert und CHIARUGI unterscheidet demgemäß verschiedene Arten der Oangien. Im Normaltypus erfährt der Makrosporenkern eine Teilung und ein Tochterkern erzeugt das Oangium; dieses ist hemisporial. Ist die somatogene Teilung unterdrückt, so bildet der Makrosporenkern das Oangium aus; dieses ist dann monosporial. Wenn schließlich zwei Makrosporenkern zur Bildung eines Oangiums zusammentreten, ist dieses bisporial.

Auf Grund dieser Anschauungen trifft nun CHIARUGI folgende Einteilung der Angiospermenembryosäcke:

- I. Monosporische Embryosäcke.
 - a) mit hemisporialem Oangium: Normal-Typus (8 kernig), *Coralliorrhiza*-Typus (6 kernig), *Garcinia*-Typus (5 kernig), *Codiaeum*-Typus (4 kernig);
 - b) mit monosporialem Oangium: *Oenothera*-Typus (4 kernig), *Dicraea*-Typus (2 kernig).
- II. Disporische Embryosäcke.
 - a) mit hemisporialem Oangium: *Calopogon*-Typus (8 kernig);
 - b) mit monosporialem Oangium: *Scilla*-Typus (8 kernig), *Paphiopedilum*-Typus (6 kernig), *Nipa*-Typus (5 kernig), *Cypripedium*-Typus (5-, 4 kernig), *Oenone*-Typus (4 kernig);
 - c) mit disporialem Oangium: *Podostemon*-Typus (4 kernig).
- III. Tetrasporische Embryosäcke.
 - A. Vierpolig, mit monosporialem Oangium: *Penaea*-Typus, *Gunnera*-Typus, *Peperomia*-Typus (sämtlich 16 kernig).
 - B. Zweipolig
 - a) mit hemisporialem Oangium: *Alisma*-Typus (8 kernig), *Crucianella*-Typus (8 kernig), hypothetischer 32 kerniger Typus;
 - b) mit monosporialem Oangium: *Clintonia*-Typus (4 kernig), *Vittadinia*-Typus (8 kernig), *Tanacetum*-Typus (12-, 14 kernig), *Pyrethrum*-Typus (16 kernig), *Euphorbia-dulcis*-Typus (8 kernig), *Myricaria*-Typus (5 kernig);
 - c) mit disporialem Oangium: *Lilium*-Typus, *Myricaria*-Typus (7 kernig), *Myricaria*-Typus (6 kernig), *Aglaonema*-Typus (5 kernig), *Plumbagella*-Typus (4 kernig).

Die folgende Besprechung der verschiedenen Embryosacktypen richtet sich im wesentlichen nach der Einteilung PALMS. Dies trotz gewisser Vorzüge des RUTGERSschen Systems. Letzteres hat den Vorzug, daß es einen größeren Komplex von Erscheinungen umfaßt, während bei PALM nur die Zahl der Teilungsschritte und die Beteiligung der Makrosporenkern an der Bildung des Embryosackes berücksichtigt wird. Bei RUTGERS wird ferner die mikropylare und die antipodiale Hälfte des Embryosackes in gleicher Weise berücksichtigt, während sich PALM nur um die erstere kümmert, denn er zählt nur die Teilungen bis zur Bildung der Eizelle. Aber gegenüber gewissen Schwächen des RUTGERSschen Systems, die früher besprochen wurden, hat die PALMSche Einteilung den Vorzug, eine bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse leicht

anzuwendende Übersicht geschaffen zu haben. Auch der von CHIARUGI gegebenen Einteilung werden wir uns nicht anschließen, obwohl die ihr zugrunde liegende Auffassung einwandfrei erscheint. Vor allem erscheint sie gegenüber der Einteilung PALMS wenig übersichtlich. Unter solchen Umständen erscheint es bei der folgenden Betrachtung am besten, die von PALM gegebenen Haupttypen zu benutzen und die RUTGERSsche Auffassung zum Vergleich heranzuziehen, da sie in vielen Fällen, insbesondere bei der Betrachtung des sechzehnkernigen Embryosackes, die Verhältnisse in interessanter Weise beleuchtet.

Die Embryosackentwicklung apomiktischer Angiospermen wird im folgenden nicht in Betracht gezogen und es wird diesbezüglich auf den Abschnitt „Apomixis“ verwiesen.

b) Der *Oenothera*-Typus¹⁾

Der *Oenothera*-Typus ist zuerst von GEERTS (1908, 1909) an *Oenothera Lamarckiana* beschrieben worden. Er ist durch vier Teilungsschritte, von denen zwei der Makrosporenbildung und zwei der Embryosackbildung angehören, und durch die Entstehung aus einer Makrospore charakterisiert. Am besten ist er aus der Familie der Oenotheraceae bekannt und bildet geradezu ein Familienmerkmal derselben, indem nach unseren jetzigen Kenntnissen nur *Trapa* eine Ausnahmestellung einnimmt. Das Auftreten eines vierkernigen Embryosackes war übrigens schon HOFMEISTER (1847, 1849) bei einzelnen Oenotheraceae bekannt.

Wie früher ausgeführt worden ist, ist bei den Oenotheraceae die Auslese der mikropylaren Tetradenzelle zur Erzeugung des Embryosackes in hohem Maße fixiert (vgl. S. 105f.). Wenn die mikropylare Makrospore auskeimt, entstehen meist zwei Kerne am oberen Ende des Embryosackes und ebenso liegen dort die vier Kerne, die beim nächsten und letzten Teilungsschritte gebildet werden. Diese vier Kerne werden nach der Zellbildung zum normal ausgebildeten Eiapparat und zum Polkern. Ein Antipodialapparat wird gar nicht ausgebildet und ebensowenig ein unterer Polkern. Wir finden also (vgl. Abb. 20) einen Embryosack, in dem nur die mikropylare Hälfte des normalen Embryosackes zur Entwicklung gelangte. Dasselbe hat im wesentlichen schon GEERTS gesagt: „In der *Oenothera Lamarckiana* ist die erste Teilung im Embryosack ausgefallen und es entstehen somit keine Antipoden und kein unterer Polkern.“ Er nimmt allerdings an, daß der primäre chalazale Kern vom Plasmaström zum mikropylaren Ende verlagert werde, während MODILEWSKI (1909a) betont, daß bei *Epilobium angustifolium* die Tochterkerne der Makrosporenkerne nicht gegen die Pole wandern, sondern nebeneinander am mikropylaren Ende des Sackes bleiben. Der Makrosporenkern wird eben direkt zum Embryosack, eine Auffassung, die auch RUTGERS durch seine Formel A—I—5 zum Ausdruck bringt.

Für eine solche vollständige Unterdrückung der mikropylaren Hälfte des Embryosackes scheint auch der Umstand zu sprechen, daß in der Verwandtschaft der Familie die Antipoden unbedeutend sind und meistens

¹⁾ Dieser Name dürfte dem von PALM verwendeten Namen *Codiaeum*-Typus vorzuziehen sein. Abgesehen davon, daß der Entwicklungstypus zuerst an *Oenothera* festgestellt worden ist, ist sein Vorkommen bei *Codiaeum*, wie aus dem folgenden hervorgeht, nicht über jeden Zweifel erhaben. Vgl. auch PALM (1915, S. 212).

sehr frühzeitig verkümmern (vgl. auch TISCHLER 1917). Diese Unterdrückung ist wahrscheinlich auch in kausalem Zusammenhang mit der Auslese der mikropylaren Makrospore. Über das Verhalten der übrigen Makrosporen vgl. insbesondere TÄCKHOLM (1914, 1915).

Der *Oenothera*-Typus ist ferner für *Ceremanthus* sp., *Glochidion* sp. und *Codiaeum* sp. beschrieben worden; vielleicht kommt er auch bei *Scepasma buxifolia* vor. Immerhin muß betont werden, daß diese Angaben, die wir ARNOLDI (1912) verdanken, sehr kurz sind und nur durch einige wenige abgebildete Stadien belegt sind. Die Deutung derselben ist infolgedessen unsicher. ARNOLDI (1912, S. 153) sagt wohl, daß es „unzweifelhaft ist, daß die unvollständigen Embryosäcke von *Ceremanthus*,

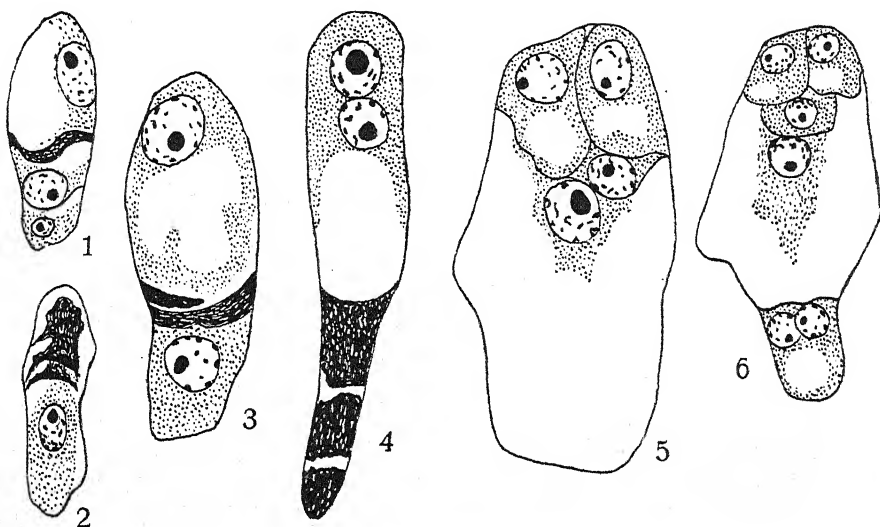


Abb. 20. Embryosackentwicklung von *Jussiaea* sp. — Fig. 1. Tetrade; die oberste Makrospore gefördert. — Fig. 2. Die unterste Makrospore gefördert (Ausnahmefall). — Fig. 3. Einkerniger Embryosack; die unterste Makrospore noch erhalten. — Fig. 4. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 5. Vierkerniger Embryosack. — Fig. 6. Unter einem vierkernigen Embryosack ist eine zweikernig gewordene Makrospore erhalten. — Nach TÄCKHOLM. Vergr.: Fig. 4 630 fach, die übrigen 470 fach.

Codiaeum usw. nichts als reduzierte, durch Unterdrückung des antipodalen Abschnittes des Embryosackes zustande gekommene Bildungen sind“. PALM (1915, S. 237) bezeichnet aber diese Angabe direkt als irreleitend, „da eine normale Polarität noch im frühen Vierkernstadium zum Vorschein kommt“. Auch RUTGERS (1923, S. 44) wendet sich gegen diese Auffassung ARNOLDIS, welche die vierkernigen Euphorbiaceenembryosäcke vollkommen denen von *Oenothera* an die Seite stellt und bezweifelt geradezu die Richtigkeit der Angaben dieses Autors. Über *Ceremanthus* sagt er: „The only figure of the two nucleate stage shows clearly a primary chalazal nucleus as well as the micropylar one. The next figure represents four nuclei at the micropylar end. Evidently the chalazal nucleus degenerates very soon after its formation.“ Über *Codiaeum* sagt er: „The life history of the *Codiaeum* is confined to five lines and

four figures. There seems to be a four-nucleate sac at the end, but how it originated, cannot be decided. Possibly the sac-nucleus in full-grown state is the result of a fusion of two polars, the sac thus being not four-but actually five-nucleate." Ob natürlich diese Deutungen richtig sind, kann nur eine neuerliche Untersuchung entscheiden. Jedenfalls müssen wir aber diese Fälle zu den zweifelhaften rechnen und können daher nicht gut den ganzen Entwicklungstypus als *Codiaeum*-Typus bezeichnen. Von anderen, hier zu erwähnenden Euphorbiaceae möge angeführt werden, daß bei *Pedilanthus ramosissimus* MARKOWSKI (1912) das Fehlen von Antipoden angegeben hat. Bei *Pedilanthus tithymaloides* fand ARNOLDI (1912) einen vierkernigen Embryosack wie bei *Codiaeum*, aber einmal sah er einen Embryosack, der den Eiapparat, einen Polkern und am chalazalen Ende einen in Teilung begriffenen Kern enthielt. Es ist daher ganz gut möglich, daß bei *Pedilanthus* der primäre chalazale Kern meist frühzeitig zugrunde geht und nur selten zu einer verspäteten Teilung gelangt. Etwas ähnliches könnte vielleicht auch bei *Ceremanthus* und *Codiaeum* stattfinden.

Clintonia borealis besitzt einen im ausgebildeten Zustand vierkernigen Embryosack, der nach W. R. SMITH (1911) auf folgende Weise entsteht: Die in der Embryosackmutterzelle gebildeten Tetradenkerne sind linear geordnet und zwischen ihnen werden bald wieder verschwindende Wände angelegt. Die drei unteren Kerne gehen zugrunde, der obere (mikropylare) teilt sich in zwei, dann in vier Kerne, die den Eiapparat und den Polkern liefern. Danach ist also die Entwicklung bei *Clintonia* eine Modifikation des *Oenothera*-Typus. Innerhalb des Normaltypus kommt — wie früher besprochen wurde (vgl. S. 119) — eine ähnliche Modifikation vor, die z. B. durch *Anthemis tinctoria* (vgl. HOLMGREN 1915) vertreten ist. Der Unterschied zwischen *Clintonia* und *Anthemis* liegt nur darin, daß bei dieser eine chalazale Kerngruppe gebildet wird, bei jener aber nicht. Formel nach RUTGERS $A\gamma-I-5$.

Der Embryosack von *Lawia*, der von PALM (1915) als Modifikation zum *Oenothera*-Typus gerechnet wurde, ist wohl besser dem *Scilla*-Typus anzuschließen.

Wenn wir von den unsicheren Fällen absehen, kommen eigentlich nur mehr die *Oenotheraceae* und *Clintonia* als Vertreter des *Oenothera*-Typus in Betracht. Über die Frage, wie dieser entstanden sein mag, herrscht wohl bei allen Autoren, die sie berühren, die Anschauung, daß er vom Normaltypus abgeleitet sei. ISHIKAWA (1918), der betont, daß alle Arten mit vierkernigen oder sechzehnkernigen Embryosäcken krautige Pflanzen seien, vermutet, daß der Embryosack der *Oenotheraceae* durch Mutation und nicht durch Anpassung entstanden sei. An letztere könnte man aber immerhin insofern denken, als in dieser Familie die mikropylare Makrospore zum Embryosack wird und die Antipoden irgendwie in ihrer Funktion ersetzt werden, sei es durch persistierende, tiefer gelegene Makrosporen, sei es durch Nuzelluszellen der Chalazaregion, die bei manchen Vertretern der Familie nach ISHIKAWA durch ihren stark färbbaren Inhalt ausgezeichnet sind.

Im Anschluß an den *Oenothera*-Typus seien auch einige Fälle erwähnt, die allenfalls hierher gerechnet werden könnten. Nach TREUB (1911) entsteht bei *Garcinia Kydia* und *Treubii* der im fertigen Zustande (vgl. Abb. 15, Fig. 3, 4 auf S. 133) fünfkernige Embryosack auf folgende

Weise: Die Entwicklung folgt bis zum Stadium des vierkernigen Embryosackes vollkommen dem Normaltypus; nun teilt sich einer der beiden mikropylaren Kerne und seine Tochterkerne werden zu Synergiden, der andere mikropylare Kern wird zum Eikern. Die beiden chalazalen Kerne des vierkernigen Stadiums erzeugen keine Antipoden, sondern fungieren als Polkerne. Wenn diese Angaben richtig sind, so können wir *Garcinia* als Modifikation des *Oenothera*-Typus auffassen, denn bis zur Bildung des Eikerns sind von der Embryosackmutterzelle an vier Teilungsschritte notwendig. Nach RUTGERS' Bezeichnungsweise müßten wir dem *Garcinia*-Embryosack die Formel A—IIa—3b zuerkennen. PALM (1915, S. 211) betrachtet jedoch mit Recht diese Angaben TREUBS als revisionsbedürftig. Einerseits ist es merkwürdig, daß bis zum vierkernigen Stadium sychrone Kernteilung herrscht, die auf einmal beim letzten Teilungsschritt aufhört; andererseits fehlen in der sonst so reichlich mit Bildern belegten Abhandlung TREUBS gerade die Abbildungen mit den entscheidenden Teilungsfiguren.

Genau dieselbe Entwicklungsweise, die TREUB für *Garcinia* angegeben hat, hat RUTGERS (1923) aus seinen Beobachtungen an *Moringa oleifera* herausgelesen. Auch bei RUTGERS fehlen die entscheidenden beweiskräftigen Teilungsstadien und es scheint wahrscheinlich, daß die Autorität TREUBS die Deutung der Befunde beeinflusst hat.

In diesem Zusammenhange seien auch die Angaben von KUSANO (1915) über *Gastrodia elata* angeführt. Hier geht aus der Embryosackmutterzelle eine Reihe von drei „Tetraden“ hervor und zwar kommt die Dreizahl durch Degeneration der mikropylaren Dyade zustande. Die chalazale Tetrade wird zum Embryosack. Im zweikernigen Stadium weist dieser den primären mikropylaren und den primären chalazalen Kern auf, von denen der erstere die beiden Synergiden, der letztere den Eikern und den einzigen Polkern erzeugen soll; also eine ähnliche Entwicklung wie sie PACE (1907) für *Cypripedium* angegeben hat, nur mit dem Unterschied, daß bei dieser der Embryosack aus einer Dyade hervorgeht. Die Ähnlichkeit geht aber noch weiter: eine der Synergiden soll zur Zeit der Befruchtung mit dem Polkern an der Dreifachverschmelzung teilnehmen. RUTGERS weist diese Auffassung zurück, seine Bedenken fallen zum größten Teil mit den bei *Cypripedium* angeführten zusammen. Er nimmt an, daß der Embryosack von *Gastrodia* auf dieselbe Weise entstehe, wie er von TREUB für *Garcinia* und von ihm selbst für *Moringa* angenommen wird. Jedenfalls ist auch die Entstehung des Embryosackes von *Gastrodia* einer Nachuntersuchung bedürftig.

c) Der *Scilla*-Typus

STRASBURGER (1879a) fand bei *Allium fistulosum* folgenden Entwicklungsgang des Embryosackes. Die Embryosackmutterzelle teilt sich in zwei übereinander liegende Zellen. Die obere, deren Kern sich ohne Wandbildung teilt, geht bald zugrunde und wird von der unteren, deren Kern gleichzeitig mit dem der oberen in die Teilung eingetreten war, verdrängt und diese wird zum Embryosack, zu dessen Ausgestaltung zwei weitere Teilungsschritte notwendig sind. Dieser Entwicklungstypus wurde zunächst bei *Agraphis patula* und *Narcissus tazetta* (MELLINK 1880, TREUB und MELLINK 1880) und seither bei einer

größeren Anzahl von Pflanzen verschiedener Verwandtschaft wiedergefunden. Das Ergebnis dieser Entwicklung ist ein achtkerniger Embryosack von demselben Bau wie beim Normaltypus, jedoch sind zu seiner Entstehung vom Stadium der Embryosackmutterzelle an nur vier Teilungsschritte notwendig. Die heterotypische Teilung erzeugt zwei Zellen, die homöotypische Kernteilung ist aber zum mindesten nicht von einer dauernden Wandbildung begleitet. Das Auftreten einer ephemeren Wand nach der homöotypischen Teilung wurde von MAC ALLISTER (1913) bei *Smilacina racemosa* beobachtet.

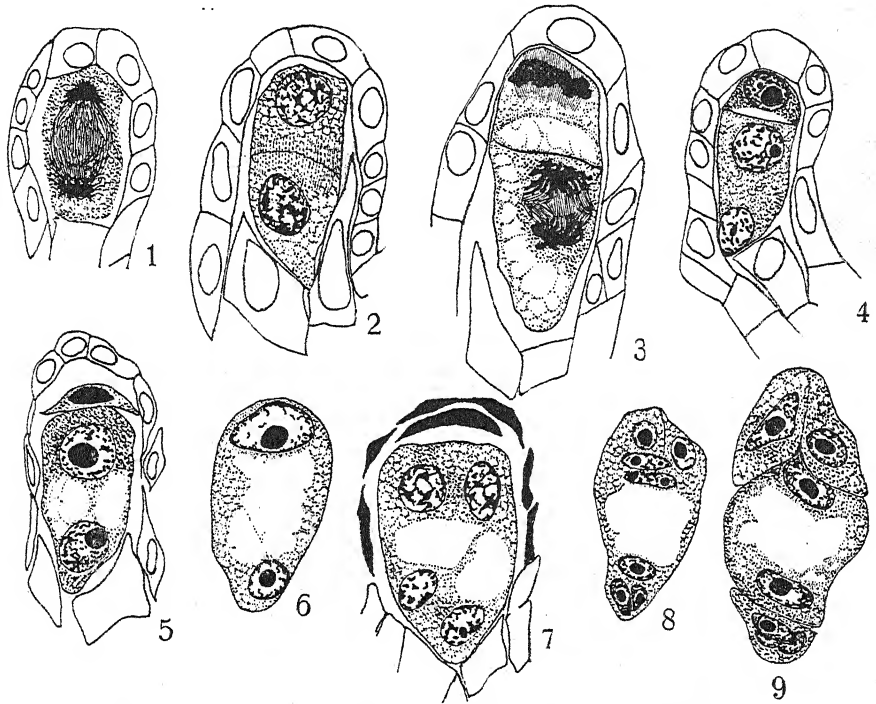


Abb. 21. Embryosackentwicklung von *Lycopsis arvensis* als Beispiel für den *Scilla*-Typus. — Fig. 1. Junger Nuzeilus mit Embryosackmutterzelle in heterotypischer Teilung. — Fig. 2. Dyaden. — Fig. 3. Dieselben in homöotypischer Teilung. — Fig. 4. Die obere Dyade in Degeneration, die untere zweikernig. — Fig. 5. Ebenso, nur etwas späteres Stadium. — Fig. 6. Zweikerniger Embryosack mit verschiedenen großen Kernen. — Fig. 7. Vierkerniger Embryosack. — Fig. 8. Achtkerniger Embryosack. — Fig. 9. Ebenso: Zellbildung abgeschlossen. — Nach SVENSSON. Vergr.: Fig. 1, 4, 5, 6 530 fach, Fig. 2, 3, 7, 9 715 fach, Fig. 8 400 fach.

Ebenso wie bei der normalen Makrosporenbildung meist die chalazale zum Embryosack wird, wird auch beim *Scilla*-Typus meistens die chalazale Dyadenzelle gefördert. Die Begünstigung der mikropylaren ist jedoch auch bei verschiedenen Vertretern des *Scilla*-Typus beobachtet worden, so bei *Scilla hyacinthoides* var. *coerulea* und *Scilla campanulata* von MAC KENNEY (1904), bei *Convallaria majalis* von WIEGAND (1900), bei *Smilacina racemosa* von MAC ALLISTER (1913), bei *Scilla sibirica* von SCHNIEWIND-THIES (1901), bei *Nephtytis Gravenreuthii* und *Homalonema argentea* von GOW (1913), bei *Dieffenbachia seguine* von

CAMPBELL (1900) und anderen. In allen diesen Fällen besteht nur ein gewisses Schwanken in der Auslese oder es ist die Förderung der mikropylaren Dyade geradezu die Ausnahme. Bei *Narcissus tazetta* wird die chalazale Dyade zum Embryosack, aber die mikropylare bleibt lange erhalten und wird mehrkernig (MELLINK 1880, TREUB und MELLINK 1880). Die Förderung der chalazalen Dyade kann dadurch zum Ausdruck kommen, daß in der oberen Dyade frühzeitige Degeneration stattfindet, bei *Lycopsis arvensis* nach SVENSSON (1925) so frühzeitig, daß in ihr bisweilen die Kernteilung nicht vollendet wird (Abb. 21, Fig. 3, 4). Bei *Pancreatium maritimum* wird nach SHADOWSKY (1925a) auch die untere Dyade, die zum Embryosack wird, von vornherein größer angelegt und besitzt einen größeren Zellkern als die mikropylare¹⁾. In beiden Dyaden wird eine Zellwand angelegt, die in der ersten wieder verschwindet, in der letzteren aber von Dauer ist. Daß in derjenigen Dyade, die nicht zum Embryosack wird, ausnahmsweise eine Zellteilung stattfindet, wurde auch von ERNST (1902) bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum* gesehen.

In der zum Embryosack erlesenen Dyade werden die durch die homöotypische Teilung erzeugten Makrosporenkerne zum primären mikropylaren und primären chalazalen Kern. Diese beiden machen die beiden weiteren Teilungen durch, die zur Ausbildung des achtkernigen Embryosackes notwendig sind. Im chalazalen Teile des heranwachsenden Embryosackes können ähnliche Hemmungen auftreten, wie sie früher (S. 174) bei verschiedenen Orchidaceae besprochen wurden. Es entstehen auf diese Weise Embryosäcke mit weniger als acht Kernen. Es sei hier zunächst *Erigeron glabellus* genannt, eine Art, die nach CARANO (1921) dem *Scilla*-Typus folgt und normaler Weise einen fertigen Embryosack mit Eiapparat, zwei Polkernen und zwei Antipoden, und zwar einer zwei- und einer vierkernigen, hat. Sehr häufig aber waren Abweichungen zu finden: so Embryosäcke mit geteiltem primären mikropylaren und ungeteiltem primären chalazalen Kern; oder solche mit zwei sich teilenden oberen und in Ruhe befindlichen unteren Kernen; oder mit degenerierenden chalazalen Kernen; oder fertige Embryosäcke, wo an Stelle der Antipoden eine dunkle Masse zu sehen war; schließlich nicht ganz selten Embryosäcke mit mehr als zwei (meist drei) Polkernen, wobei die überzähligen Kerne dem Antipodialapparat fehlten. Nach der Ansicht CARANOS stehen diese Abweichungen mit dem Umstande in Zusammenhang, daß der fertige Embryosack aus der Konkurrenz zahlreicher Makrosporendyaden hervorgeht und neben dem dominierenden Embryosacke noch eine Anzahl zurückgebliebener ausdauern und gewissermaßen die Antipoden ersetzen. Den Anschluß einzelner Antipodenkerne an die Polkernggruppe beurteilt CARANO von dem Standpunkte aus, daß die beiden Kerne des zweikernigen Embryosackes, die ja zwei Makrosporenkerne repräsentierten, eine gewisse Unabhängigkeit in sich haben, die sich auch in deren Nachkommenschaft äußern könne. Für die erstere Ansicht können wir gewisse Parallelfälle, so bei den Rubiaceae finden; die letztere Ansicht ist eine interessante, aber durchaus unbewiesene Vermutung. In jüngster Zeit hat auch RADERMACHER (1925) bei *Nipa*

¹⁾ Auffallend ist die Angabe, daß beide Kerne in einen typischen Ruhezustand übergehen.

fruticans einen aus einer Dyade entstehenden fünfkernigen Embryosack beschrieben, wo sich der primäre chalazale Kern nicht mehr teilt und sich so wie der untere Polkern verhält.

Zum *Scilla*-Typus wird von PALM (1915, S. 145—157) auch *Tanacetum vulgare* gerechnet. Die Embryosackmutterzelle bildet in der hetero- und homöotypischen Teilung vier Makrosporenkerne aus, zwischen denen in der Regel keine Wände entstehen; nur in einzelnen Fällen wird, wie PALM aus späteren beobachteten Stadien erschließt, nach der heterotypischen Teilung eine Wand gebildet. Beim Wachstum der Embryosackmutterzelle treten zwischen den in einer Reihe stehenden Makrosporenkernen Vakuolen auf. Die beiden oberen, d. i. gegen die Mikropyle zu gelegenen Kerne erzeugen durch zwei weitere Teilungsschritte den achtkernigen Embryosack. Insoweit liegt nur diejenige Modifikation des *Scilla*-Typus vor, bei welcher die Wandbildung nach der heterotypischen Teilung unterbleibt. Das besonders Interessante liegt aber darin, daß die beiden chalazalen Kerne nicht degenerieren. Sie können im übrigen verschiedenes Verhalten zeigen, indem sie entweder sich teilen oder ungeteilt bleiben. Teilen sie sich mit den beiden oberen Kernen simultan, so entsteht ein achtkerniges Stadium, das bei neuerlicher Teilung einen 16-kernigen Embryosack erzeugt, und tatsächlich hat PALM vereinzelt solche Stadien gesehen, wo vier Gruppen von je vier Kernen übereinander lagen. Es kommt aber auch vor, daß mit den beiden oberen Makrosporenkernen nur der darunterliegende Kern in Teilung tritt; dann entsteht nach einem weiteren Teilungsschritt ein achtkerniger Embryosack, der eine sechskernige, aus den beiden unteren Makrosporenkernen entstandene Zelle überlagert. Wenn die beiden unteren Kerne bis zur Bildung des vierkernigen Stadiums in der oberen Hälfte ungeteilt bleiben und dann alle sechs Kerne simultan in Teilung treten, entsteht ein achtkerniger Embryosack, der eine vierkernige basale Zelle überlagert. Es kann also bei *Tanacetum vulgare* zur Bildung 12-, 14- und 16-kerniger Embryosäcke kommen, die wir als Übergangsreihe vom *Scilla*- zum *Peperomia*-Typus betrachten können. Diese variable Embryosackentwicklung ist in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Physiologisch interessant ist, daß eine Art labiles Gleichgewicht besteht zwischen Einflüssen, die hemmend auf die Teilung der beiden untersten Makrosporenkerne wirken, und den Kernteilungshormonen, welche in der ganzen mehrkernigen Zelle wirksam sind. Innerhalb des Bereiches des Normaltypus des Embryosackes sind uns einige Fälle bekannt, wo der fungierende Makrosporenkern mit den drei übrigen in einer Zelle eingeschlossen liegt. Diese gehen meist frühzeitig zugrunde (*Cornus florida*, *Anthemis tinctoria*, *Vittadinia triloba*); sie können aber auch persistieren wie bei *Styphelia longifolia*; bei *Crucianella* können sie auch, so wie hier bei *Tanacetum* durch den sich teilenden fungierenden Makrosporenkern mit zur Teilung veranlaßt werden. Ein besonderes Interesse kommt jedoch hier diesen 12-, 14- und 16-kernigen Embryosäcken zu „und zwar als Indikatoren des Weges, auf dem der 16-kernige Embryosack von *Pyrethrum* einmal entstanden sein mag“ (PALM 1915).

In dem *Scilla*-Typus kann auch die Entwicklung des Embryosackes von *Lawia* und anderen Podostemonaceae untergebracht werden. PALM (1915, S. 215f.) hat sie als eine Modifikation des *Oenothera*-Typus aufgefaßt, aber selbst Bedenken geäußert. Diese hier zu besprechende

Entwicklungsweise wurde zuerst von WENT (1909) bei *Oenone Imthurni* und *Mourera fluviatilis* beschrieben und von ihm selbst bei einer Anzahl anderer Arten wiedergefunden, nämlich bei *Oenone Guyanensis*, *Treslingiana*, *Richardiana*, *Versteegiana*, *Maroynensis*, *Apinagia divertens*, *Goejel*, *perpusilla*, *Lophogyne capillacea* (WENT 1909, 1910, 1912). Eine ausführliche Darstellung derselben Embryosackentwicklung hat dann MAGNUS (1913) bei *Lawia zeylanica* gebracht. In jüngster Zeit hat schließlich WENT (1926) im wesentlichen übereinstimmende Befunde veröffentlicht, die sich auf *Oenone Richardiana*, *Versteegiana*, *Staheliana*, *Apinagia perpusilla*, *Mourera fluviatilis*, *Tristicha hypnoides* beziehen. Auch *Cladopus Nymani* dürfte hier anzuschließen sein. Für die genannten Arten, aber auch für diejenigen, bei welchen eine andere Entwicklung beschrieben ist, erscheint zunächst der Umstand charakteristisch, daß der fertile Embryosack nicht oder kaum größer ist, als die Embryosackmutterzelle, aus der er hervorgeht (Abb. 22). Die erste Teilung dieser erzeugt zwei Dyadenzellen, von denen die mikropylare bald abstirbt. Aber deren Degenerat ist auffallend lange als stark gefärbte und nach MAGNUS sogar chemisch (gegen konzentrierte Schwefelsäure) resistente Kappe unter der Epidermis des Nuzellus nachweisbar. Bisweilen läßt sich erkennen, daß in ihr eine Kernteilung ohne Wandbildung oder auch sogar eine Zellteilung (WENT 1926) erfolgt. In der unteren Dyade wird eine Kernteilung durchgeführt, durch die zwei übereinanderliegende Kerne entstehen. Nach MAGNUS (1913) und WENT (1926) wird zwischen diesen beiden Kernen eine Wandanlage sichtbar, die aber bald wieder verschwindet. Der chalazale Kern, von WENT (1910, S. 68) als Antipodialkern bezeichnet, bleibt klein, wird stark färbbar, bleibt aber sehr lange sichtbar, der mikropylare macht zwei Teilungsschritte durch, wobei vier Kerne entstehen, worauf Zellen gebildet werden. Die Deutung dieser vier Zellen liegt nahe. Die beiden oberen, nebeneinanderliegenden sind die Synergiden, die darunterliegende ist zweifellos die Eizelle, wie MAGNUS durch die Beobachtung des Befruchtungsvorganges nachweisen konnte. Die unterste Zelle — die Endospermanlage, in der aber niemals Endosperm gebildet wird —, enthält den Polkern und den kleinen, stark gefärbten Antipodialkern (vgl. Abb. 22).

Dieser Entwicklungsgang kann aufgefaßt werden entweder als ein modifizierter *Oenothera*-Typus, weil nur ein Makrosporenkern zum Aufbau des vierkernigen Embryosackes verwendet wird, oder als ein modifizierter *Scilla*-Typus, bei welchem zwei in einer Zelle vereinigte Makrosporen den Embryosack bilden, dessen untere Hälfte in ähnlicher Weise unterdrückt ist, wie in einem fünfkernigen Embryosack gewisser Orchidaceae (vgl. S. 174). PALM (1915, S. 216) schließt sich nach einigem Bedenken der ersteren Auffassung an. Für ihn ist der Antipodialkern WENTS ein degenerierter Makrosporenkern, obwohl er, wie MAGNUS bei *Lawia zeylanica* beobachten konnte, mit dem Polkern verschmelzen kann. „In der Zusammenschmelzung des degenerierenden Megasporenkernes mit dem Polkern dürfte sicher keine Aktivität von seiten jenes Kernes zu sehen sein, sondern nur ein rein physikalischer Vorgang. Ein Kern ist ja immer bestrebt, sich in den Brennpunkt der Zelle einzustellen. Wenn dann zwei oder mehrere Kerne sich in einer Zelle befinden, vollzieht sich meistens eine Vereinigung derselben aus ähnlicher Veranlassung.“

WENT (1910, S. 68f.) schließt sich dagegen der zweiten Auffassung an und ebenso RUTGERS (1923), wenn er sagt: „There is no doubt the existence of a primary micropylar and a primary chalazal nucleus in the two-nucleate stage. The chalazal nucleus soon desintegrates while the other develops normally“. Dieser Autor erkennt demgemäß den hier besprochenen Embryosäcken die Formel C—I—4 α oder C—I—4 zu, je nachdem der primäre chalazale Kern frühzeitig degeneriert oder länger erhalten bleibt. Letzteres ist sicher bei *Lawia zeylanica* der Fall. Denn nach den Abbildungen bei MAGNUS zu schließen ist hier der Antipodialkern zwar klein, aber durchaus keine Leiche. Nach allem scheint daher der Standpunkt gerechtfertigt, der die Embryosäcke von *Lawia*, *Mourera* und *Oenone* dem *Scilla*-Typus zuweist.

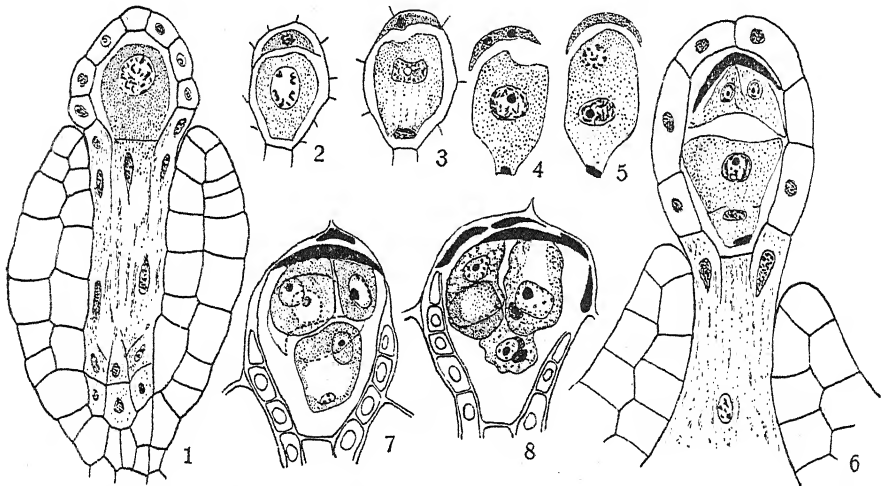


Abb. 22. Fig. 1—6. *Mourera fluviatilis*. — Fig. 1. Nuzellus und inneres Integument; im ersten Embryosackmutterzelle; die unteren Nuzelluszellen gedehnt und sich zum „Pseudo-Embryosack“ umgestaltend. — Fig. 2. Erste Teilung der Embryosackmutterzelle durchgeführt. — Fig. 3. In der unteren Tochterzelle zwei ungleiche Kerne. — Fig. 4. Etwas späteres Stadium; in der oberen Dyade ist der Kern geteilt, in der unteren der primäre chalazale Kern degeneriert. — Fig. 5. Der entwicklungsfähige Kern in der unteren Dyade hat sich in zwei übereinanderliegende Kerne geteilt. — Fig. 6. Nuzellus, darunter der obere Teil des „Pseudo-Embryosackes“; unter dem Degenerat der oberen Dyade liegen die zwei Synergiden, die Eizelle, der Polkern und zu unterst der Rest des primären chalazalen Kernes. — Fig. 7 und 8. *Lawia zeylanica*. — Fig. 7. Embryosack mit zwei Synergiden und Eizelle, darunter Zelle mit Polkern und kleinem chalazalen Kern. — Fig. 8. „Doppelte Befruchtung“; auch der primäre chalazale Kern scheint mit dem Polkern zu verschmelzen. — Fig. 1—6 nach WENT, Fig. 7 und 8 nach MAGNUS. Vergr.: Fig. 1, 2, 5 580fach, Fig. 3, 4, 6 1000fach, Fig. 7 und 8 1550fach.

Als Anhang mögen hier noch die ungeklärten Verhältnisse von *Pandanus* besprochen werden (CAMPBELL 1909, 1910, 1911). Bei *P. Artocarpus* „the sporogenous cell divides by transverse division into two cells, of which the lower is larger and becomes the embryo sac. The upper cell, divides again into two by a vertical wall and these two small cells persists with little change for a long time“. Wenn die genannte sporogene Zelle tatsächlich einer Embryosackmutterzelle entspricht, läge also eine Entwicklung wie beim *Scilla*-Typus vor, nur mit

der Besonderheit, daß die obere Dyade durch eine Längswand geteilt wird. Der Nachweis liegt aber nicht vor, und die obere sich durch eine Längswand teilende Zelle könnte daher auch eine Deckzelle sein. Im Embryosacke wird zunächst ein primärer mikropylarer und ein primärer chalazaler Kern gebildet. Aus dem ersteren gehen zwei Kerne hervor, die einen Eiapparat bilden, in dem sich Ei und Synergide kaum unterscheiden lassen; aus dem letzteren entstehen 12 Kerne, wenigstens in den meisten Embryosäcken fand der Autor 14 Kerne. Der fertige Embryosack von *P. odoratissimus* zeigte übereinstimmenden Bau, wogegen bei *P. coronatus* am mikropylaren Ende zwei Synergiden und eine Eizelle, am chalazalen Ende eine scheibenförmige Masse von Antipodenzellen und zwei, in anderen drei oder sechs Polkerne ausgebildet waren. Im ganzen müssen wir die Verhältnisse bei *Pandanus* als völlig ungeklärt bezeichnen. Zu erwägen wäre auch noch die Möglichkeit, daß hier 16 kernige Embryosäcke vorliegen (vgl. JACOBSSON-STIASNY 1916, S. 112 ff.).

d) Der *Cypripedium*-Typus

PACE (1907) beschrieb bei *Cypripedium spectabile*, *parviflorum*, *pubescens* und *candidum* einen Embryosack von folgender Entstehung: Die Embryosackmutterzelle teilt sich nach der heterotypischen Teilung in zwei übereinander liegende Zellen. Bei der homöotypischen Teilung werden so wie bei *Scilla* keine Wände gebildet. Die chalazale, selten die mikropylare Zelle wird zum Embryosack, in welchem nach der homöotypischen nur mehr eine weitere Teilung folgt. An der Bildung des Embryosackes beteiligen sich also zwei Makrosporen und von der Embryosackmutterzelle bis zur Vollendung desselben sind drei Kernteilungsschritte notwendig. Der fertige Embryosack enthält zwei Synergiden, die Eizelle und den einzigen Polkern. Von Einzelheiten, welche beachtenswert sind, gibt die Autorin vor allem an, daß bei der ersten Teilung des Kernes der fungierenden Dyade eine längsgerichtete Teilungsspindel entsteht; ferner wird im zweikernigen Stadium eine Vakuole zwischen den beiden Kernen gebildet; beim nächsten und letzten Kernteilungsschritt gelangte eine längsgestellte Spindel am mikropylaren und eine quergestellte am chalazalen Pol zur Beobachtung. Nach diesem Teilungsschritte ordnen sich die vier Kerne um und es wird ein Eiapparat und ein Polkern von der gewöhnlichen Stellung gebildet. Vgl. Abb. 23.

Die Erwähnung dieser Einzelheiten erscheint deshalb notwendig, weil in neuerer Zeit RUTGERS (1923) eine scharfe Kritik an der Deutung geübt hat, welche PACE ihren Befunden gegeben hat.

RUTGERS machte zunächst geltend, daß unter den von PACE gegebenen Abbildungen auch fünfkernige Embryosäcke dargestellt werden; dagegen hat PACE angegeben, daß in einer der Dyaden stets nur zwei Teilungsschritte stattfinden: „No evidence of another division was found, although at least 300 slides with hundreds of ovules upon each were examined for this peculiar stage. When the sac is ready for fertilization, four nuclei are present, so that if other nuclei are formed they are very ephemeral“. Ferner verläuft nach PACE die Spindel bei der ersten und nach PACE einzigen Teilung des primären mikropylaren Kernes in der Längsrichtung. Diese Angabe erscheint RUTGERS unwahrscheinlich, weil

die gewöhnliche Stellung der Spindel, welche zur Erzeugung der beiden Synergiden führt, quer ist. Er glaubt auch in der Tat in einer der Figuren bei PACE zwischen den beiden Synergidenkernen quergestellte Spindelfasern zu erkennen.

Weitere Bedenken, welche RUTGERS gegen die Auffassung von PACE äußert, beziehen sich auf die Vorgänge, die nach dieser Autorin bei der Befruchtung stattfinden sollen. Zu dieser Zeit soll eine der Synergiden ihren ursprünglichen Platz am mikropylaren Ende verlassen und ihr Kern mit dem Polkern und einem Spermakern in die „triple fusion“ treten. Da die Autorin diese Lageveränderung nicht in ihren

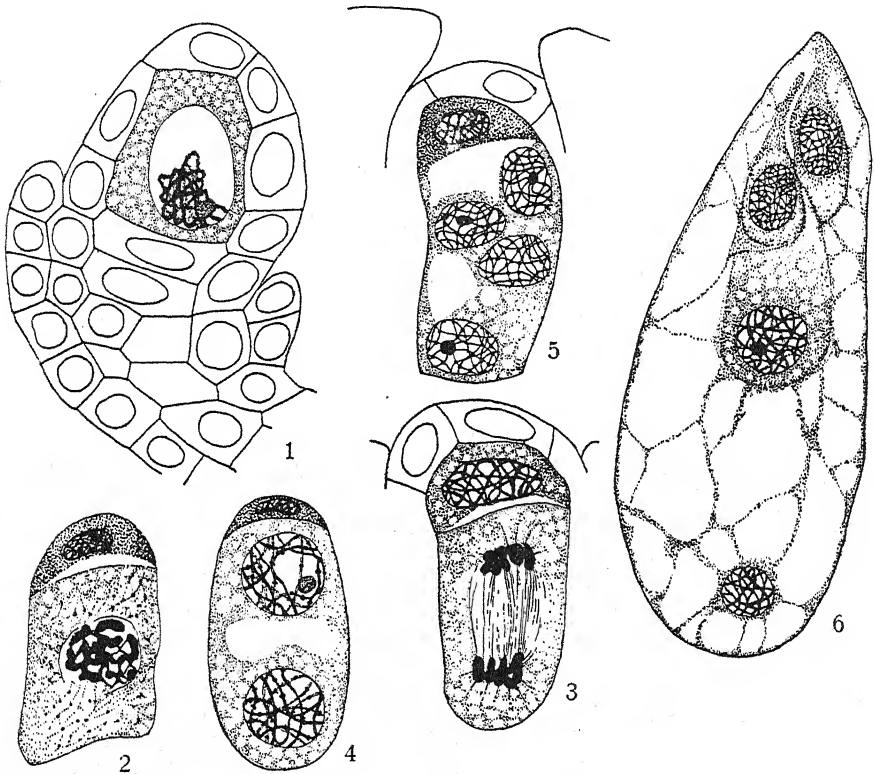


Abb. 23. Die Hauptstadien der Embryosackentwicklung von *Cypripedium*.
Nach PACE. Stark vergr.

einzelnen Stadien verfolgt hat, hält sie RUTGERS nur für eine Annahme, die das Zusammentreten dreier Kerne im Embryosack erklären solle. Er vermutet, daß die beiden Synergiden auf ihren Plätzen bleiben, und sieht diese Ansicht durch einige Abbildungen bei PACE bestätigt, welche befruchtete Embryosäcke darstellen. Nach diesen dürfte auch hier, wie gewöhnlich eine Synergide bei der Befruchtung zerstört werden und die andere erhalten bleiben.

RUTGERS glaubt daher, daß sich die Embryosackentwicklung bei *Cypripedium* nicht so vollzieht, wie es von PACE angegeben worden ist, und versucht selbst folgende Deutung: Im zweikernigen Stadium

des Embryosackes ist ein primärer mikropylarer und ein primärer chalazaler Kern vorhanden, beide durch die zentrale Vakuole getrennt (PACE 1907, Taf. XXIV, Fig. 24). Jener teilt sich durch eine längsgerichtete Spindel in zwei Kerne (Taf. XXIV, Fig. 25); der obere von diesen teilt sich nochmals und erzeugt die beiden Synergidenkerne, der untere wird zum Eikern (Taf. XXIV, Fig. 26). Der primäre chalazale Kern bleibt ungeteilt bis zur Befruchtung (Taf. XXIV, Fig. 26; Taf. XXV, Fig. 29, 30), dann teilt er sich und seine Tochterkerne legen sich aneinander (Taf. XXV, Fig. 42, 43) und verhalten sich wie Polkerne. Dies scheint RUTGERS der gewöhnliche Gang zu sein, doch kann auch bisweilen die Teilung des primären chalazalen Kernes ein klein wenig früher erfolgen, sogar gleichzeitig mit der Teilung des primären mikropylaren Kernes (Taf. XXIV, Fig. 25; Taf. XXV, Fig. 27; Taf. XXVI, Fig. 46). Wahrscheinlich tritt in diesem Falle die Verschmelzung der beiden Kerne schon vor der Befruchtung ein und dadurch erklärt sich die Bemerkung PACES, daß „one sac indicated the possibility, that the synergid may fail so unit in the triple fusion“. RUTGERS glaubt daher für *Cypripedium* die Formel: C—IIa—3b aufstellen zu können.

Zweifellos gebührt RUTGERS das Verdienst, die Schwächen einer Arbeit, deren Ergebnisse bisher ohne weiteres anerkannt worden sind, aufgedeckt zu haben. Die PACESche Deutung ist nicht imstande, alle in ihr angegebenen Stadien zu erklären. Vor allem fehlen bei PACE Belege, welche das Wandern eines Synergidenkernes, der sich schon vorher als Kern einer deutlich abgegrenzten Zelle konstituiert hatte, wirklich beweisen können. Auch der Umstand, daß nach PACE die Eizelle aus dem primären chalazalen Kerne hervorgehen soll, muß sehr zur Vorsicht mahnen. Dafür gibt es unter den Angiospermen sonst kaum einen sicheren Beleg. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß die von RUTGERS versuchte Deutung richtig ist. Klarheit kann nur eine Nachprüfung bringen, die nicht von irgendwelchen theoretischen Ansichten beeinflusst ist.

Es ist zweifellos mißlich, einen Entwicklungstypus nach einem unsicheren Paradigma zu benennen, aber die anderen Fälle, die dem *Cypripedium*-Typus PALMS anzuschließen sind, dürften wegen einzelner Besonderheiten auch nicht geeignet sein, zur Namengebung verwendet zu werden. In dieser Hinsicht sind zunächst einige Podostemonaceen-embryosäcke anzuführen, die MAGNUS (1913) bei *Podostemon subulatus*, *Hydrobium olivaceum* und wahrscheinlich auch bei *Farmeria metzgerioides* gesehen hat.

Die Embryosackmutterzelle von *Podostemon subulatus* (vgl. Abb. 24, Fig. 1—6) teilt sich in zwei Dyaden, von denen die mikropylare degeneriert und auch noch im Stadium des fertigen Embryosackes, der so wie bei *Lawia* und anderen früher besprochenen Arten kaum mehr Raum einnimmt als die ursprüngliche Mutterzelle, als stark färbbares Degenerat wahrzunehmen ist. Die chalazale Dyade wird zum Embryosack; nach der homöotypischen Teilung erfolgt keine Wandbildung. Der mikropylare Kern teilt sich und erzeugt die beiden Synergiden, der chalazale erzeugt zwei übereinanderliegende Zellen, die Eizelle und eine darunterliegende Zelle, deren Kern als Polkern betrachtet werden kann. Diese Entwicklung entspricht der Definition des *Cypripedium*-Typus bei PALM.

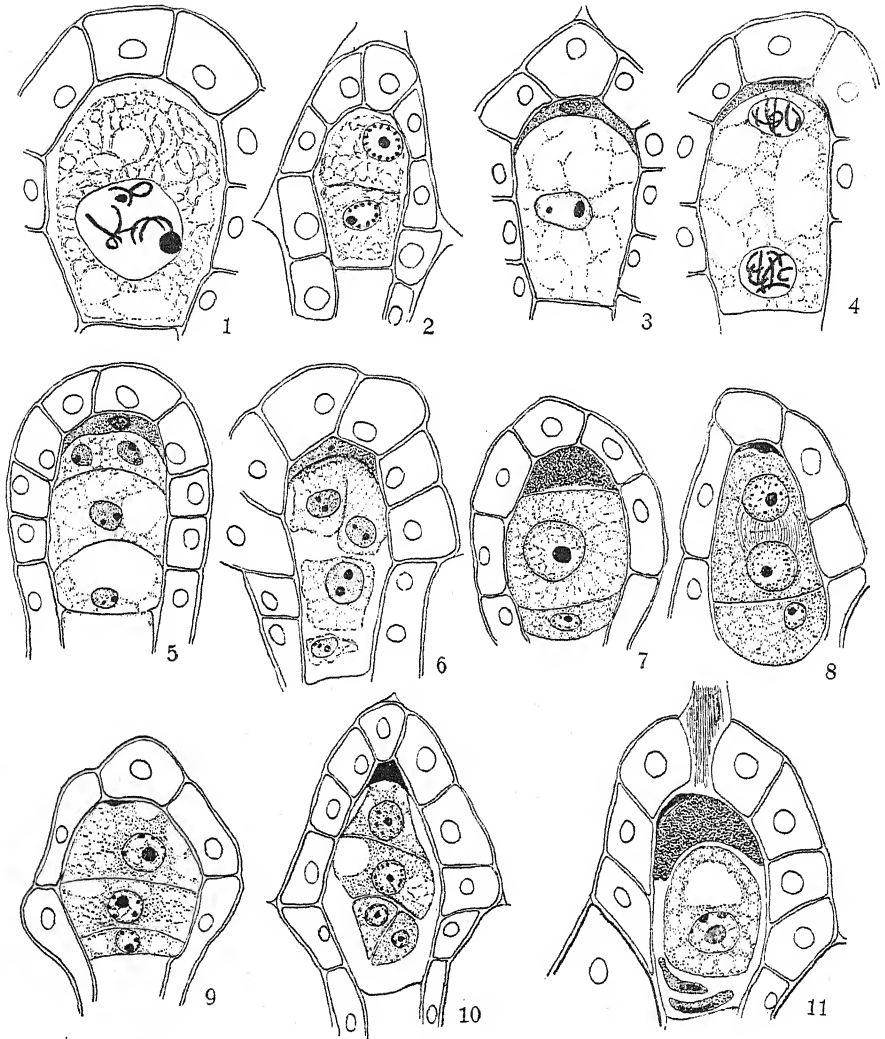


Abb. 24. Fig. 1—6. Embryosackentwicklung von *Podostemon subulatus*. — Fig. 1. Embryosackmutterzelle. — Fig. 2. Diese in die Dyadenzellen geteilt. — Fig. 3. Die obere Dyade zur „Kappe“ zusammengedrückt. — Fig. 4. In der unteren Dyade zwei sich zur Teilung anschickende Kerne. — Fig. 5. Vierkerniges Stadium. — Fig. 6. Fertiger Embryosack; unter der Kappe liegen die beiden Synergiden, unter diesen die Eizelle und zu unterst der Polkern. — Fig. 7—11. Embryosackentwicklung von *Dicraea elongata*. — Fig. 7. Junges Stadium; oben desorganisierte Zelle (obere Dyade), die untere Dyade in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt. — Fig. 8. Die Mittelzelle des vorhergehenden Stadiums zweikernig. — Fig. 9. Teilung dieser Mittelzelle vollendet. — Fig. 10. Fertiger Embryosack; unter der Kappe die (einzige) Synergide, unter dieser die Eizelle, darunter zwei Zellen, aus der untersten Zelle der Fig. 9 entstanden. — Fig. 11. Nach der Befruchtung; die Synergide ist degeneriert, unter ihr die befruchtete Eizelle, zu unterst die Reste der beiden chalazalen Zellen. Nach MAGNUS.

Vergr.: Fig. 1 und 2 2050fach, Fig. 3—11 1550fach.

Podostemon verhält sich zum *Scilla*-Typus, sowie *Oenothera* zum Normaltypus. Von *Mourera* und *Lawia* unterscheidet sich *Podostemon* dadurch, daß bei dieser Art der primäre chalazale Kern vollständig unterdrückt ist. Auch RUTGERS schließt sich dieser Auffassung an, wenn er die Verhältnisse bei *Podostemon* durch die Formel C—I—5 beschreibt.

Anhangsweise sei hier auch *Dicraea* besprochen, deren Embryosackentwicklung von PALM als eigener Typus aufgefaßt wird. Wenn wir diesem Vorgange hier nicht folgen, geschieht es in erster Linie deshalb, weil MAGNUS, der die Entwicklung bei *Dicraea elongata* beschrieben hat, selbst sagt, daß er sich nur auf ein kleines Untersuchungsmaterial stützen konnte. Nach den Angaben von MAGNUS können wir zunächst mit Sicherheit feststellen (vgl. Abb. 24, Fig. 7—11), daß die Embryosackmutterzelle eine Reihe von drei Zellen erzeugt, von denen die oberste der mikropylaren Dyade entspricht. Sie geht wie bei *Podostemon* und *Lawia* zugrunde, ist aber dann noch lange als stark gefärbte Kappe wahrnehmbar. Von den beiden anderen teilt sich zunächst die obere in zwei übereinanderliegende Zellen oder es erfolgt wenigstens eine Kernteilung, während die untere später entweder durch eine Längswand geteilt wird oder nur eine Kernteilung erfährt. Diese beiden Zellen oder diese zweikernige Zelle bezeichnet MAGNUS als Antipoden. Über diesen liegt im fertigen Embryosack die Eizelle und über dieser nur eine einzige Synergide. Die Auffassung dieses Embryosackes ist nun verschieden, je nach der Bedeutung, die man dem unteren Zellenpaar zuweist. PALM sagt, aus der vorletzten Makrospore gehe ein zweizelliger Embryosack hervor, der aus Synergide und Eizelle bestehe; die unterste Makrospore persistiere nicht nur, sondern teile sich in zwei Zellen. Dieser Deutung entspricht es, wenn PALM *Dicraea* als einzigen Vertreter eines eigenen Embryosacktypus, des *Dicraea*-Typus, bezeichnet. Auch DAHLGREN (1915 c, S. 8) hat diese Auffassung; denn er spricht von einem zweikernigen Embryosack bei *Dicraea*. Das Gezwungene dieser Auffassung liegt darin, die beiden chalazalen Zellen, die sich so innig an den auf das äußerste reduzierten Eiapparat anschließen, nicht als Teil des Embryosackes anzuerkennen. Eine andere von RUTGERS vertretene Deutung betrachtet die Synergide und die Eizelle als Abkömmlinge des primären mikropylaren und die beiden unteren Zellen als solche des primären chalazalen Kernes. Dann kann *Dicraea* entweder zum *Cypripedium*-Typus PALMs gerechnet oder durch die RUTGERSsche Formel C—IIIa—3a charakterisiert werden. Die Schwierigkeit dieser Deutung liegt wieder darin, daß zwischen dem primären mikropylaren und dem primären chalazalen Kerne eine Wand angelegt wird, ein Verhalten, für das wir keine Analogien kennen. Andererseits erklärt uns diese Wand gerade die asynchrone Kernteilung in der mikropylaren und chalazalen Hälfte des Embryosackes.

Von PALM (1915) wird auch *Helosis guyanensis* unter der Voraussetzung, daß diese Art nicht apogam ist, zum *Cypripedium*-Typus gerechnet. In der Tat ist nach den Angaben von CHODAT und BERNARD (1900) eine solche Deutung möglich. Nach UMIKER (1920) ist jedoch diese Art parthenogenetisch und die Entwicklung vollzieht sich so wie beim *Lilium*-Typus, jedoch modifiziert durch gehemmte Entwicklung der Chalazaregion.

e) Der *Lilium*-Typus

Diese Entwicklungsweise eines Embryosackes wurde ungefähr gleichzeitig bei verschiedenen Pflanzen entdeckt. JÖNSSON (1879/80) fand sie bei *Adoxa moschatellina*, MELLINK (1880; TREUB und MELLINK 1880) bei *Lilium bulbiferum* und *Tulipa Gesneriana* und seither ist sie bei zahlreichen Arten wiedergefunden worden. Sie ist gekennzeichnet dadurch, daß alle vier durch die Reduktionsteilungen gebildeten Kerne an dem Aufbau des fertigen Embryosackes teilnehmen und auf diese Teilungen nur mehr ein weiterer Teilungsschritt folgt.

Der *Lilium*-Typus zeigt, obwohl er in den verschiedensten Abteilungen des Systems auftritt, eine verhältnismäßig geringe Variabilität. Zunächst ist in dieser Hinsicht anzuführen, daß in einigen Fällen das Auftreten ephemerer Zellwände nach der hetero- und homöotypischen Teilung beschrieben ist. Nach MAC ALLISTER (1909) kann bei *Smilacina stellata* nach der heterotypischen Teilung eine Quer-, seltener eine schräge Wand gebildet werden und darauf können zwischen den homöotypischen Tochterkernen Wände in verschiedener Richtung entstehen; er hat aber auch lineare Stellung der vier Makrosporenkerne ohne Wandbildung beobachtet. Wenn die angelegten Wände resorbiert worden sind, entsteht in der Mitte zwischen den vier Kernen eine große Vakuole; dann folgt der letzte Teilungsschritt. Nach Bildern zu urteilen, treten ferner bei *Lilium philadelphicum* nach allen drei Teilungsschritten zwischen den Kernen Zellplatten auf, die bald wieder verschwinden.

Wenn nach der heterotypischen Teilung, wie es meistens der Fall ist, keine Wand gebildet wird, so werden die beiden Kerne meist durch eine Vakuole, die zwischen ihnen entsteht, gegen die beiden Pole geschoben und fungieren als primärer mikropylarer und primärer chalazaler Kern. Anderes Verhalten ist sicher selten. DAHLGREN (1916) fand, daß bei *Armeria plantaginea* und *Statice bahusiensis* bisweilen die homöotypische Teilung vor der Entstehung der großen zentralen Vakuole zustande kommt. Beim zweiten Teilungsschritte sind an den beiden Enden des Embryosackes je zwei mikropylare und chalazale Kerne zu finden. Schon im zwei- und im vierkernigen Stadium gleicht also der Embryosack einem solchen, der nach dem Normaltypus gebildet worden ist.

Bisweilen wurde jedoch auch eine abweichende Stellung im vierkernigen Stadium gesehen. So eine annähernd tetraëdrische oder eine solche, wo die Kerne ungefähr so gestellt sind wie die Eckpunkte eines Rhombus, bei *Piper blandum* (JÖNSSON 1879/80), *P. subpeltatum* (PALM 1915), *Adoxa moschatellina* (LAGERBERG 1909), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912) u. a. Wir sehen also, daß die Ansicht, daß tetraëdrische Stellung der Makrosporenkerne für die 16kernigen Embryosäcke allein charakteristisch ist, nicht zutrifft. Als Ausnahmserscheinung wurde ferner wiederholt gesehen, das nur ein Kern am mikropylaren, dagegen drei am chalazalen Ende des jungen Embryosackes lagen, z. B. bei *Piper betel* var. *monoicum* (JOHNSON 1910), *Piper subpeltatum* (PALM 1915), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912), *Lilium martagon* (SARGANT 1896b), *Tulipa Gesneriana* (MELLINK 1880). Über die Entstehung dieser Anomalie wissen wir nichts sicheres; möglicherweise kommt sie in der Weise zustande, daß die große Vakuole, die normalerweise die beiden Kernpaare trennt, verspätet und an falscher Stelle entsteht. Ebenso

wissen wir über ihr weiteres Schicksal nur wenig. FRISENDAHL fand einige spätere abnorme Stadien, die er den genannten vierkernigen anreihet. Er fand zunächst fünfkernige, die drei chalazale und zwei mikropylare Kerne hatten. Letztere waren wahrscheinlich durch die Teilung aus dem einen mikropylaren Kern der genannten Anomalie entstanden. Ferner fand er fertige Embryosäcke mit einer Eizelle, einer Synergide, einer Antipode und zwei Polkernen. Solche Embryosäcke wurden übrigens auch von PALM (1915, S. 44) bei *Piper subpeltatum* gesehen. Nach MELLINK (1880) führt auch bei *Tulipa Gesneriana* die falsche Stellung im vierkernigen Stadium zu abweichenden Embryosäcken. JOHNSON (1910) dagegen, der bei *Piper betel* var. *monoicum* neben diesen abnormen Stadien auch solche fand, in denen die vier Kerne in der Mitte des Embryosackes zusammengedrängt waren, rechnet damit, daß diese abweichenden Kernstellungen zur Degeneration führen, da er in älteren Blütenständen nicht selten geschrumpfte Embryosäcke antraf. Auch PALM (1915, S. 44) fand bei *Piper subpeltatum* degenerierte Embryosäcke, die auf dem Vierkernstadium stehen geblieben waren, wagt aber nicht zu entscheiden, ob die Degeneration durch die Gruppierung der vier Kerne veranlaßt worden sei. Zu ganz anderer Ansicht kommt SARGANT (1896b), der die vier falsch gestellten Kerne bei *Lilium martagon* in Prophase fand; er glaubt nämlich nicht, daß diese Kernteilungen zu Ende geführt werden. Da er in älteren Samenanlagen keine abortierten oder kranken Embryosäcke fand, vermutet er „that the four nuclei after making this false start return to the resting-stage, and become differentiated in pairs in the usual way“.

An dieser Stelle mag die Embryosackentwicklung von *Euphorbia dulcis* kurz besprochen werden, die von CARANO (1925, 1926) beschrieben wurde. Bei dieser Pflanze entsteht weder nach der heterotypischen noch nach der homöotypischen Kernteilung eine Wand. Es entsteht so ein vierkerniges Stadium, in welchem die vier Makrosporenkerne entweder in einer Reihe oder (seltener) kreuzweise gestellt sind. Auffallend ist nun zunächst, daß die beiden mittleren dieser vier Kerne kleiner sind als die endständigen. Alle vier Kerne, deren Haploidie sichergestellt erscheint, nehmen an der Bildung des normal aussehenden achtkernigen Embryosackes teil. Erst im vierkernigen Stadium bildet sich eine große zentrale Vakuole, welche einen Kern gegen das mikropylare und drei Kerne gegen das chalazale Ende des Embryosackes drängt. Diese Verteilung der vier Kerne bleibt eine Zeitlang erhalten und dann erzeugt der mikropylare allein (durch zwei Teilungsschritte) einen normalen Eiapparat und den oberen Polkern, die drei unteren die Antipoden. Und zwar machen diese letzteren eine merkwürdige Veränderung durch, über die sich der Autor etwas dunkel ausspricht: der mikropylare Kern erfährt zunächst eine Zeitlang keine besondere Veränderung, „mentre si modificano profondamente i tre nuclei inferiori, perche si avviciniano e si saldano parzialmente fra di loro, in modo che ad un certo momento è difficile precisare qual' è il loro numero. Il risultato della parziale saldatura dei nuclei megasporiali inferiori è che da tre nuclei se ne formano due molto più voluminosi, caratterizzati in principio, appena prodotti, dalla presenza fra le fitte maglie del reticolo cromatino di due o tre nucleoli . . . “. Es entstehen also aus den drei chalazalen Makrosporenkernen irgendwie zwei. Unterdessen hat sich auch der mikropylare

Kern geteilt, so daß ein vierkerniger Embryosack vorhanden ist, und durch einen weiteren Teilungsschritt, der sich öfters am chalazalen Ende früher vollzieht als am mikropylaren, entsteht ein achtkerniger. — Soweit die Darstellung bei CARANO. Wenn diese richtig ist, würde ein besonderer Embryosacktypus vorliegen, der mit keinem der bekannten vereinigt werden könnte. Die weder durch Wort noch durch Bild behobene Schwäche der Deutung der vorgefundenen Stadien ist der angenommene Vorgang des Umbaus der drei chalazalen Makrosporenkerne in zwei chalazale Embryosackkerne. Wahrscheinlich wird eine Nachuntersuchung ergeben, daß bei *Euphorbia dulcis* ein gewöhnlicher *Lilium*-Typus vorliegt, in welchem nur die Anomalie der besprochenen „falschen“ Kernstellung verhältnismäßig häufig vorkommt, in welchem ferner im vierkernigen Stadium die beiden chalazalen Kerne häufig hypertrophiert sind, was ebenfalls bei den Vertretern des *Lilium*-Typus oft auftritt, wie im folgenden noch besprochen wird. CARANO hat eben diese Stadien in die normale Embryosackentwicklung einbezogen. Neben dieser Entwicklung nach dem *Lilium*-Typus kommt aber vielleicht auch eine Modifikation des *Peperomia*-Typus vor, bei welcher nur der mikropylare Makrosporenkern im Falle der „falschen“ Kernstellung die für diesen Typus charakteristischen zwei Kernteilungen durchmacht. Künftige Untersuchungen zur Aufklärung dieses außerordentlich interessanten Falles sind dringend erwünscht.

Die „falschen“ Kernstellungen sind ohne Zweifel von einigem Interesse. Sie können möglicherweise bei der Beantwortung der Frage eine Rolle spielen, ob die Kerne im zwei- und vierkernigen Stadium physiologisch differenziert sind oder nicht. Ferner ist die Möglichkeit zu beachten, daß die falsche Kernstellung vielleicht zu abweichenden Embryosacktypen führt und vor allem den Weg bilden könnte, auf welchem manche Formen des 16kernigen Embryosackes entstanden sind. Stellen wir uns nämlich vor, daß der am mikropylaren Ende zufällig isolierte Kern sich aus entwicklungsmechanischen Gründen so verhält, wie es der primäre mikropylare Kern gewöhnlich tut, nämlich eine Gruppe von vier Kernen erzeugt, so ist es nach unseren Erfahrungen an mehrkernigen Zellen ganz gut möglich, daß sich die drei chalazalen Kerne synchron mit ihm teilen und so ein 16kerniger Embryosack entsteht. Ähnliches könnte auch stattfinden, wenn die vier Kerne tetraëdrisch oder rhombisch gestellt sind.

Eine andere Besonderheit, die gerade bei Vertretern des *Lilium*-Typus wiederholt beobachtet worden ist, ist die Erscheinung, daß die chalazalen Kerne durch bedeutende Größe und größeren Chromatingehalt gegenüber den mikropylaren ausgezeichnet sind. Die Abweichung wurde von GUIGNARD (1884) bei *Lilium* gelegentlich beobachtet und derselbe Autor (1891b) gibt auch an, daß die Chromosomenzahl im chalazalen Teile verdoppelt sei (vgl. auch E. OVERTON 1891). Eine Erklärung dieses Verhaltens gab STRASBURGER (1905b, S. 142): der primäre chalazale Kern ist bei der heterotypischen Kernteilung gebildet worden und in seinen Chromosomen wird bereits die Längsspaltung für die darauf folgende homöotypische vorbereitet. „Diese Vorbereitung, so läßt sich vorstellen, könnte bei kräftigerer Ernährung des antipodalen Kernes zur frühzeitigen Trennung der Längshälften jedes Chromosoms führen und damit die Gesamtzahl der Chromosomen entsprechend ver-

mehren. Durch die frühzeitige Trennung wären vielleicht aber auch die Bedingungen zum Eintritt einer neuen Längsspaltung geschaffen.“ Diese Auffassung sah STRASBURGER (1908) tatsächlich an *Lilium martagon* bestätigt, indem er feststellte, daß die auffallenden Vorgänge im unteren Teile des Embryosackes durch die Trennung der Chromosomenpaarlinge und deren einmalige oder auch wiederholte Längsspaltung vor Anlage der homöotypischen Kernplatte bedingt ist. Der Zusammenhang dieser Erscheinung mit trophischen Verhältnissen steht ferner damit in Einklang, daß die zuerst angelegten Blütenknospen diese Erscheinung nicht zeigen und diese erst bei später angelegten Blüten auftritt. Diese Theorie erklärt nicht nur die Vermehrung der Chromosomen, sondern auch die Tatsache, warum sie gerade im *Lilium*-Typus auftritt. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei *Tulipa Gesneriana* (ERNST 1901)¹⁾, *Fritillaria pudica* (SAX 1918) und vielleicht auch bei *Scilla maritima* gesehen worden. Bei dieser Pflanze sah nämlich SCHNIEWIND-THIES (1901), daß in der oberen Dyade, die zum Embryosack wird, die zu erwartende haploide Chromosomenzahl auftritt, in der unteren die doppelte. Vgl. im übrigen auch die Ausführungen bei TISCHLER (1921/22, S. 527 ff.).

Während in diesen Fällen eine wiederholte Längsspaltung die Chromosomenvermehrung bedingt, kommt bei *Myricaria germanica* ein ähnliches Endergebnis auf andere Weise zustande. Hier tritt nach FRISENDAHL (1912) z. T. erst nach der Ausbildung der vier Makrosporenkerne eine Vergrößerung der chalazalen Kerne auf. Diese beruht darauf, daß die chalazalen Kerne, die im Ruhezustande das Chromatin in Form zahlreicher äußerst kleiner Körnchen enthalten, bei der Mitose nicht die normalen zwölf Chromosomen, sondern zahlreiche kleine Chromosomenstücke (Chromomeren) ausbilden. Diese Art der Chromatinvermehrung geht mit einer Vergrößerung und Formveränderung der chalazalen Kerne Hand in Hand. Diese teilen sich nicht weiter und es entstehen fünfkernige Embryosäcke mit zwei großen Antipoden. Es kommt aber auch vor, daß nur einer der chalazalen Kerne diese Veränderung erfährt und die Folge davon ist die Ausbildung eines siebenkernigen Embryosackes. Die gelegentlich auftretende Chromatinvermehrung der chalazalen Hälfte des Embryosackes bei der von PALM (1915) untersuchten *Piper*-Art stimmt mit dem Verhalten von *Myricaria* überein.

Wir sehen also, daß die gelegentlich vorkommende Chromosomenvermehrung in verschiedener Weise zustande kommen kann, daß aber doch immer die Nahrungszufuhr eine Hauptrolle spielt, die die chalazale Partie des Embryosackes begünstigt. Analoge Veränderungen mancher Antipoden und basaler Endospermportionen weisen auf dieselbe Einwirkung des Nahrungsstromes hin.

Die beschriebenen Veränderungen des Kernes führen, wie erwähnt, zu einer Hemmung der Kernteilungen in der chalazalen Region. Auch Amitosen sind hier beobachtet worden und zwar von SARGANT (1896b). Hemmung der Teilung des primären chalazalen Kernes wurden ferner von STENAR (1925a) bei *Limnanthes Douglasii* festgestellt, wo bisweilen statt des normalen vierkernigen Stadiums ein solches mit nur einem

¹⁾ In neuester Zeit sah NEWTON (1926) oft bei *Tulipa Kolpakowskiana* die Chromosomenverdoppelung am chalazalen Ende des Embryosackes; in zwei Fällen trat sie aber am mikropylaren Ende auf. Diese letzteren Fälle scheinen ihm gegen einen Zusammenhang mit trophischen Verhältnissen zu sprechen.

chalazalen Kern auftritt. Dieser Fall entspricht mehr der gleichartigen Rückbildung des chalazalen Teiles, wie wir sie bei Orchidaceae kennen gelernt haben.

In diesem Zusammenhang kann auch auf die fünfkernigen Embryosäcke hingewiesen werden, die HEILBORN (1921a) bei *Carica*-Arten gesehen hat. Ihre Entstehung ist allerdings unsicher. Dem Autor selbst ist es zweifelhaft, ob er einen durch Reduktion der chalazalen Partie entstandenen *Lilium*-Typus oder eine Modifikation des *Plumbagella*-Typus annehmen soll, die dadurch zustande kommt, daß ein mikropylarer Kern sich teilt und zwei Synergiden erzeugt. Das letztere ist wohl weniger wahrscheinlich. Der fertige Embryosack enthält einen gewöhnlichen Eiapparat und zwei Polkerne; Antipoden fehlen.

Die nach dem *Lilium*-Typus entstehenden Embryosäcke zeigen, wenn sie fertig sind, den gewöhnlichen Bau. Bei *Tulipa Celsiana* und *silvestris* fehlt ihnen nach GUIGNARD (1900a) zunächst die durch die Lage des Eiapparates und der Antipoden bestimmte Polarität. In ihrer Entwicklung erscheint auch nicht die gewöhnliche Vakuole zwischen den beiden primären Kernen; die Vakuole ist vielmehr meist am chalazalen Ende des Embryosackes zu finden. Im fertigen Embryosack sind keine scharf begrenzten Zellen, sondern nur durch Körnchenreihen annähernd angedeutete Plasmabezirke zu sehen, welche die acht Kerne umgeben. Von diesen sind zwei an der Spitze des Embryosackes gelegene Kerne deutlich kleiner als die übrigen und scheinbar chromatinreicher, die Synergiden. Von den übrigen sechs fällt einer am unteren Ende des Embryosackes auf — GUIGNARD nennt ihn Basilarkern und sagt von ihm, daß er die Rolle des unteren Polkernes übernimmt —, er kann verschiedene Größe haben, ist aber stets durch feinere und mehr verdichtete Chromatinelemente und durch den Besitz mehrerer Nukleolen ausgezeichnet. Die übrigen fünf Kerne sind untereinander gleich, GUIGNARD nennt sie Zentralkerne, ein Eikern ist unter ihnen nicht zu erkennen. Wie *Tulipa Celsiana* dürfte sich nach NEWTON (1926) die ganze Sektion der *Eriostemones* verhalten, während die *Leiotemones* ihre Embryosäcke wie *T. Gesneriana* ausbilden.

f) Der *Plumbagella*-Typus

DAHLGREN (1914) beschrieb diesen Embryosacktypus zunächst für *Plumbagella micrantha* und erwies später (1916) auch sein Auftreten bei *Plumbago capensis*, *pulchella* und *zeylanica* sowie für *Ceratostigma plumbaginoides*. Er ist durch zwei Teilungsschritte gekennzeichnet, die gleichzeitig die Reduktionsteilungen sind. Nach der ersten Teilung (vgl. Abb. 25, Fig. 2) entsteht zwischen den beiden Tochterkernen, die gegen die beiden Enden des Sackes zu verlagert sind, eine Vakuole; eine ephemere Wandbildung zwischen den Kernen wurde nicht beobachtet. Jeder der beiden teilt sich noch einmal und der mikropylare liefert die Eizelle und den oberen Polkern, der chalazale die einzige Antipode und den unteren Polkern. Diesem Entwicklungsgange entspricht bei RUTGERS die Formel: D—IIIb—3a.

DAHLGREN hat aber auch zahlreiche Abweichungen von diesem regelmäßigen Entwicklungsgange beobachtet. Zunächst kann beim zweiten Teilungsschritt zuweilen die Teilung des chalazalen Kernes der

des mikropylaren vorausgehen. Ferner kommt es vor, daß im vierkernigen Stadium bisweilen drei Kerne im unteren, ein einziger im oberen Ende des Embryosackes lagen, also die wiederholt innerhalb des *Lilium*-Typus festgestellte Anomalie. Auch fertige Embryosäcke zeigen ziemlich oft eine abnorme Ausbildung. Es wurden folgende Abweichungen beobachtet:

1. Keine Antipode, unter der Eizelle drei Kerne, die sich zur Verschmelzung anschicken (bei *Plumbago zeylanica* beobachtet).

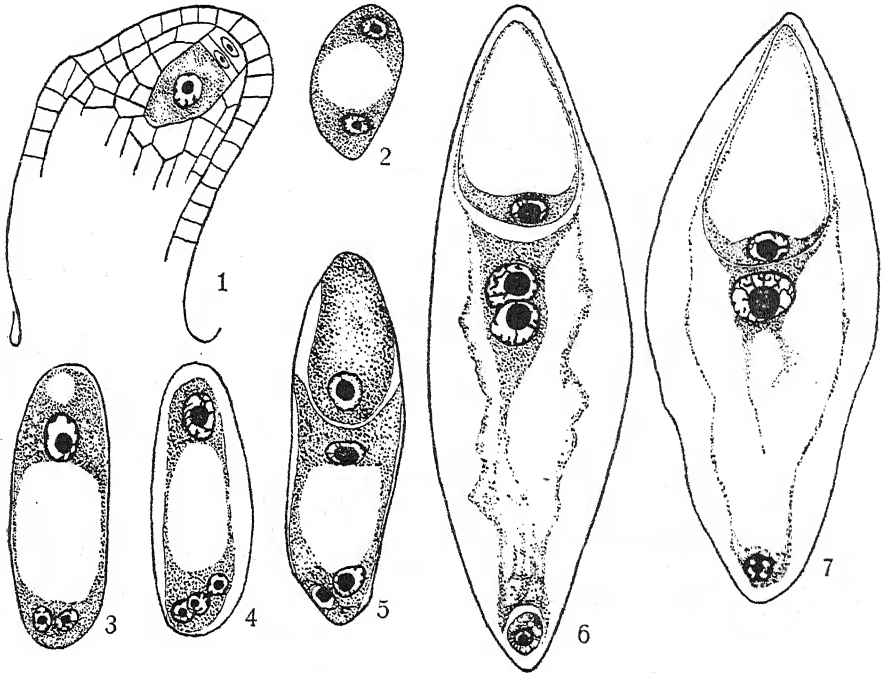


Abb. 25. Embryosackentwicklung von *Plumbagella micrantha*. Fig. 1. Junge Samenanlage mit Embryosackmutterzelle. — Fig. 2. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 3. Dreikerniger Embryosack. — Fig. 4. Vierkerniger Embryosack mit abnormer Kernlagerung. — Fig. 5. Junger fertiger Embryosack. — Fig. 6. Embryosack, in welchem bereits die Polkerne aneinanderliegen. — Fig. 7. Befruchtungsfähiger Embryosack mit sekundärem Embryosackkern. Nach DAHLGREN. Vergr. 300 fach.

2. Die Antipode, manchmal nur als Kern ohne Zellbildung vorhanden, degeneriert und wird bereits vor der Befruchtung aufgelöst; der fertige Embryosack enthält dann nur zwei Kerne, die Eizelle und den sekundären Embryosackkern (*Plumbago zeylanica*).

3. Eine Antipode, darüber ein großer Kern; keine Eizelle (*Plumbagella*).

4. Die Antipode sehr groß, birnförmig (*Plumbagella*, *Plumbago*).

5. Die Antipode an der Seitenwand liegend (*Ceratostigma*, *Plumbago*).

6. Die Antipode gewissermaßen zur Synergide umgebildet (*Plumbago zeylanica*).

7. Entwicklung der Eizelle in einem frühen Stadium unterbrochen (*Ceratostigma*).

8. Gelegentlich mehr als vier Kerne, indem sich einer der vier normalen teilt.

9. Achtkerniger Embryosack (einmal bei *Ceratostigma* beobachtet).

In Anbetracht dessen, daß der *Plumbagella*-Typus doch bei ganz wenigen Arten derselben Unterfamilie festgestellt ist, erscheint die Variabilität desselben sehr beträchtlich. Sehr groß erscheint vor allem die Bewegungsfreiheit der Antipode.

g) Der *Peperomia*-Typus

Die innerhalb des *Peperomia*-Typus herrschende Mannigfaltigkeit wird am besten an der Hand einiger Beispiele besprochen.

Mit der Gattung *Peperomia* zu beginnen, ist historisch begründet. Der auffallende Entwicklungsgang dieser Gattung wurde zuerst von D. S. JOHNSON (1900 b) bei *Peperomia pellucida* genau beschrieben und seither an einer großen Zahl von Arten wieder beobachtet. Die beiden ersten Teilungsschritte der Embryosackmutterzelle liefern eine vierkernige Coeno-Makrospore. Vielfach werden bei diesen Teilungen vergängliche Wände oder wenigstens Zellplatten angelegt. Wandbildung sowohl nach der ersten als auch nach der zweiten Kernteilung wurde z. B. bei *P. blanda* (HÄUSER 1916), *resediflora* (HÄUSER 1916), *metallica* (ABELE 1923), *Sintensii* (W. H. BROWN 1908), *arifolia* (W. H. BROWN 1908), *Ottomiana* (W. H. BROWN 1908) gesehen. Gleich nach ihrer Bildung wieder verschwindende Zellplatten sind bei *P. pellucida* (W. H. BROWN 1908), *reflexa* (Abb. 26, Fig. 4, 5), *verticillata*, *scandens*, *Fraseri* var. *resediflora*, *Langsdorffii*, *blanda*, *galioides* (FISHER 1914), *Verschaaffeltii* (ABELE 1923), *incana* (ABELE 1924) gesehen worden. Weder Wände, noch Zellplatten treten bei *P. marmorata* (HÄUSER 1916) auf. Während also nach den beiden ersten Teilungsschritten sehr häufig Spuren einer Zellteilung bei der Embryosackmutterzelle beobachtet sind, ist niemals beim dritten Kernteilungsschritt bei *Peperomia* eine Zellplatte oder gar eine Wandbildung gesehen worden.

Das Ergebnis der beiden ersten Teilungen ist eine Zelle, welche vier Makrosporenkerne enthält. Diese nehmen eine Stellung ein, die von den Autoren bisweilen recht ungenau als tetraëdrisch bezeichnet wird. Oft scheint nämlich ein Kern der Mikropylargegend, einer der Chalazagegend zugewendet zu sein, während zwei seitlich liegen, z. B. bei *P. hispidula* (D. S. JOHNSON 1907), *Sintensii* (BROWN 1908) u. a. Die beiden folgenden Kernteilungsschritte gehen so wie der zweite simultan vor sich. Nach FISHER (1914) tritt nach dem vierkernigen Stadium ein Ruhezustand ein, nach welchem erst der dritte Teilungsschritt erfolgt.

Verschieden ist die dem vierten Kernteilungsschritte folgende Ausgestaltung des fertigen Embryosackes. Gemeinsam ist aber stets die Ausbildung einer Eizelle und der einzigen Synergide am mikropylaren Ende des Embryosackes. Im übrigen finden wir entweder wandständige Zellen außer freien Kernen oder nur freie Kerne. Der erstere Fall ist z. B. bei *P. Sintensii* verwirklicht, wo nach BROWN (1908) beim letzten Teilungsschritt zwischen je zwei neu gebildeten Kernen Zellplatten entstehen, die zu Wänden ausgebildet werden. Es sind daher acht periphere Zellen vorhanden, von denen eine die Eizelle und eine die Synergide

ist. Die beiden letzteren sind demnach nicht Schwesterzellen, sondern die Nachkommen von solchen. Die acht zentralen Kerne verschmelzen zum sekundären Embryosackkern. Eine ähnliche Entwicklung lassen auch die Angaben bei anderen Arten annehmen, wo abgesehen von Ei-

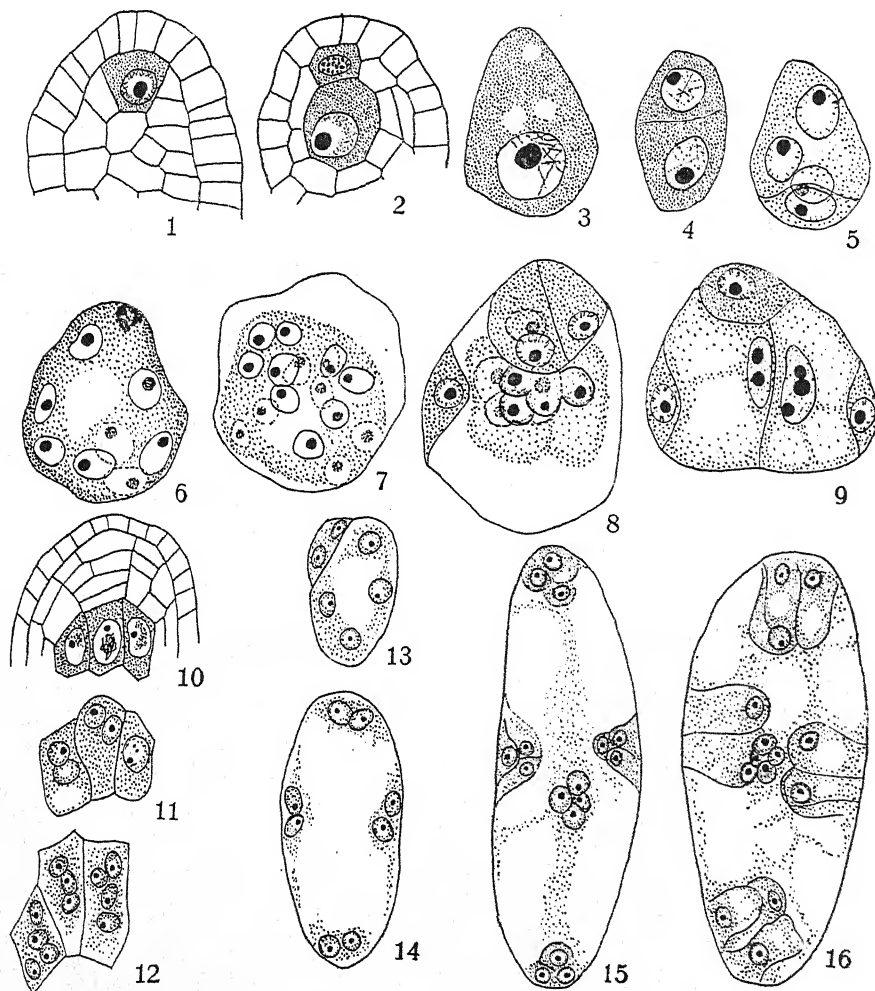


Abb. 26. Fig. 1—9. *Peperomia reflexa*. Fig. 1. Archesporzelle. — Fig. 2. Dieselbe in Deck- und Embryosackmutterzelle geteilt. — Fig. 3. Embryosackmutterzelle, Kern in Prophase. — Fig. 4. Zweikerniges Stadium mit ephemerer Wand. — Fig. 5. Vierkerniger Embryosack. — Fig. 6. Achtkerniger Embryosack. — Fig. 7. 16 kerniger Embryosack. — Fig. 8. Befruchtungsfähiger Embryosack. — Fig. 9. Nach der Befruchtung; unter der Eizelle zwei durch eine Längswand getrennte Endospermzellen; beiderseits periphere Zellen. — Fig. 10—16. *Euphorbia palustris*. Fig. 10. Mehrzelliges Archespor. — Fig. 11. Embryosackmutterzellen, z. T. zweikernig. — Fig. 12. Vierkernige Embryosäcke. — Fig. 13. Vierkerniger Embryosack, daneben ein zweikerniger. — Fig. 14. Achtkerniger Embryosack. — Fig. 15. 16 kerniger Embryosack. — Fig. 16. Späteres Stadium eines solchen. Fig. 1—9 nach FISHER, Fig. 10—16 nach MODILEWSKI. Vergr.: Fig. 1—9 670 fach, Fig. 10—16 vom Autor nicht angegeben.

und Synergidenzelle das Auftreten von sechs peripher gelegenen Zellen und acht freien, später verschmelzenden Kernen angegeben ist wie bei *Peperomia pellucida* (CAMPBELL 1899a, 1901, D. S. JOHNSON 1900b), *magnoliifolia* (HÄUSER 1916), *resediflora* (HÄUSER 1916). Bei *Peperomia reflexa* (FISHER 1914; vgl. auch Abb. 26) werden sechs bis acht peripher gelegene, durch tellerförmige Wände abgegrenzte und zur Zeit der Endospermibildung zugrundegehende Zellen und daher acht bis sechs freie Kerne beschrieben; Eizelle und Synergide sollen hier im Gegensatz zu den Angaben BROWNS vielleicht Schwesterzellen sein. Wie diese Art verhalten sich nach FISHER auch *P. verticillata*, *Fraseri* var. *resediflora*, *galioides*. Periphere Zellen sind von ihm ferner bei *P. blanda* und *scandens* gesehen worden, ihre Zahl ist nicht bekannt, wie aus der Angabe hervorgeht, daß die Zahl der freien Kerne nicht sicher festgestellt werden konnte. Die Angaben über *P. metallica* bei ABELE (1923) sind unklar¹⁾. Die Erscheinung, daß außer Eizelle und Synergide überhaupt keine Zellen gebildet werden, wurde von D. S. JOHNSON (1907, 1914) bei *Peperomia hispidula* beschrieben (vgl. Abb. 27). Hier bleiben 14 Kerne frei und vereinigen sich in der Mitte des Embryosackes zum sekundären Embryosackkern. Diese Vereinigung geht in der Weise vor sich, daß zunächst zwei Kerne verschmelzen und dann nach und nach die anderen Kerne einbezogen werden. Vielleicht gehören *P. Verschaffeltii* (ABELE 1923) und *P. incana* (ABELE 1924) ebenfalls hierher, bei denen 14 freie Kerne frei im Plasma gesehen wurden, doch liegen spätere Stadien nicht vor.

Von Interesse ist die Auffassung von RUTGERS über den Embryosack von *Peperomia*. RUTGERS legt zunächst dem Umstand Bedeutung bei, daß die Vakuolisierung nicht vor dem achtkernigen Stadium beginnt, so daß also das vierkernige vier Makrosporen in seinem Sinne vorstellt. Jeder der vier Kerne liefert einen primären mikropylaren und einen primären chalazalen Kern, von denen jeder eine weitere Teilung erfährt. Die beiden mikropylaren bilden sich als Ei und Synergide, die beiden chalazalen als Polkerne aus. Der reife Embryosack enthält daher vier zweizellige Eiapparate und acht Polkerne. Dieser Auffassung entspricht die Formel: AAAA—IIIa—3b, die auch für den Fall von *P. hispidula* ausreicht, wenn man annimmt, daß die Zellbildung nur bei der mikropylaren Makrospore stattfindet und bei den übrigen unterbleibt. Zweifellos erklärt diese Auffassung manche Besonderheiten des Embryosackes von *Peperomia*. So das Vorkommen von nur einer Synergide, das häufige Auftreten von sechs peripheren Zellen und acht Polkernen. Im Widerspruch mit ihr steht der Befund BROWNS, daß bei *P. Sintensisii* Ei und Synergide keine Schwesterkerne sind. Die Aufklärung werden erst Studien bringen, die namentlich die letzten Teilungen berücksichtigen.

Der sechzehnkernige Embryosack von *Gunnera*, der zuerst durch SCHNEGG (1902) bekannt geworden ist, aber dann von SAMUELS (1912),

¹⁾ Auf Seite 390 sagt er: „Am basalen Teil des Embryosackes fand sich eine Gruppe von sechs eng aneinanderliegenden Kernen. Die übrigen acht Kerne lagen im Plasma frei und ohne regelmäßige Verteilung“. Auf Seite 393 heißt es: „Bei *P. metallica* kann die Gruppe von sechs aneinanderliegenden Kernen als der zukünftige Endosperminitialkern gedeutet und die im Plasma freiliegenden acht Kerne können als Antipodenkerne aufgefaßt werden.“ Nach den Bildern scheinen jedenfalls keine peripheren Zellen abgeschieden zu werden. Warum die basalen Kerne als Endospermintiale, die anderen als Antipoden bezeichnet werden, ist nicht verständlich.

ERNST (1908b) und MODILEWSKI (1908b) genauer untersucht worden ist, weicht durch verschiedene Eigentümlichkeit von *Peperomia* ab. Durch die beiden ersten Teilungsschritte entsteht eine Coeno-Makrospore, in der die vier Makrosporenkerne kreuzweise (*G. macrophylla*; ERNST 1908b,

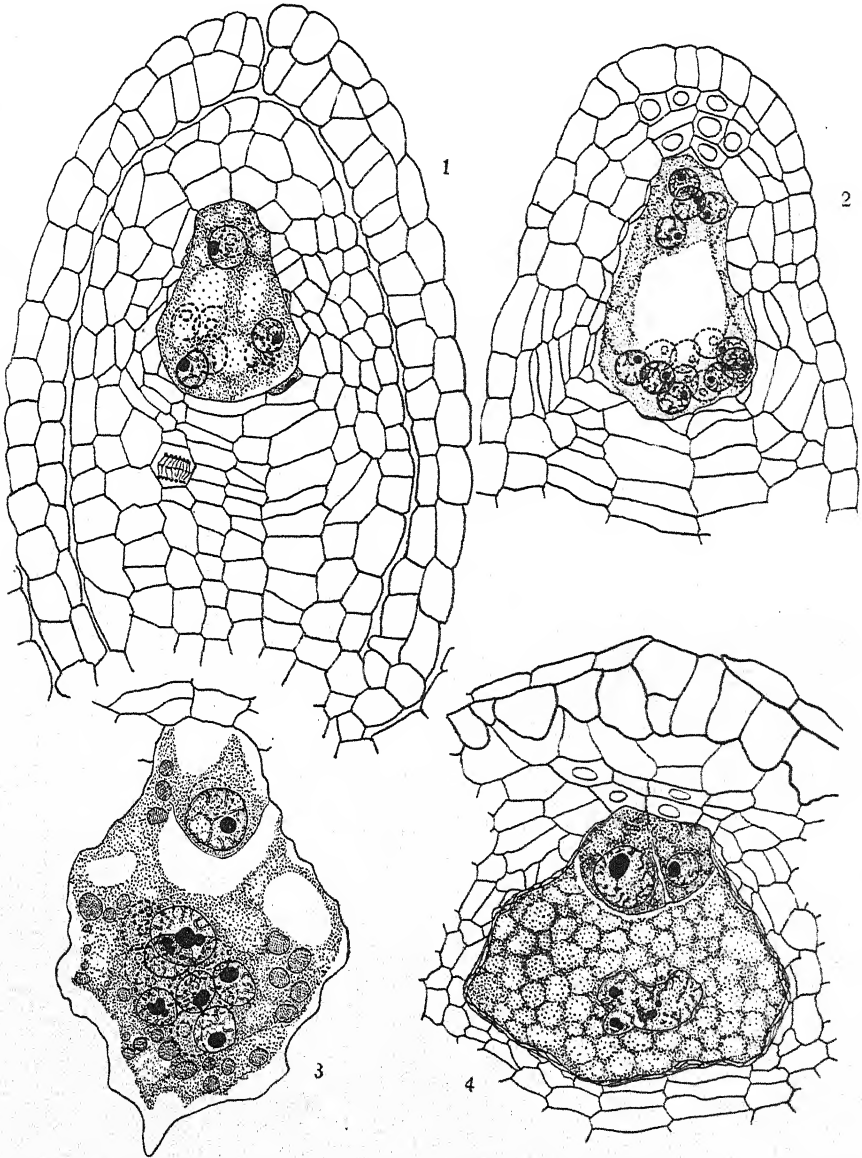


Abb. 27. *Peperomia hispidula*. Fig. 1. Ovulum, das einen Embryosack im achternkernigen Stadium enthält. — Fig. 2. Stadium mit 16 freien Kernen. — Fig. 3. Embryosack mit zwei Zellen am mikropylaren Ende und 14 nahe beisammenliegenden Kernen. — Fig. 4. Embryosack mit Synergide und Eizelle; die 14 freien Kerne zum sekundären Embryosackkern vereinigt. Nach D. S. JOHNSON. Stark vergr.

SAMUELS 1912) oder nebeneinander (*G. chilensis*; MODILEWSKI 1908b) gelagert sind. Die Kernteilungsschritte verlaufen synchron und bei *G. macrophylla* wird in den Anaphasen aller eine Zellplatte angelegt, die vor dem Auftreten des Spirems der folgenden wieder verschwindet. Im sechzehnkernigen Stadium wird in der mikropylaren Gruppe ein Eiapparat von dem gewöhnlichen Aussehen und ein freier Kern gebildet, in der Antipodialregion entstehen in der Regel sechs Zellen und ebensoviel freie Kerne, die zusammen mit dem freien Kern der mikropylaren Gruppe verschmelzen. Die sechs chalazalen Zellen faßt ERNST als zwei Dreiergruppen auf, die der mikropylaren vergleichbar sind. Eine Auffassung, die in dem Aussehen der antipodalen Zellen eine Stütze findet. Der Embryosack von *G. chilensis* unterscheidet sich in einiger Hinsicht von dem der *macrophylla*. Vor allem ist er bei jener vom zweikernigen Stadium an bipolar gebaut und die sechs basalen Zellen machen nicht den Eindruck von zwei Dreiergruppen, sondern erscheinen gleichartig.

RUTGERS deutet den Embryosack von *Gunnera* als bisporisch, da die Vakuolisierung im vierkernigen Stadium beginnt. Die beiden Kerne, die durch die erste Teilung in der Embryosackmutterzelle entstehen, sind nach seiner Auffassung Makrosporen und diese erfahren eine vollständige Entwicklung bis zum achtkernigen Stadium, so daß zwei mikropylare und zwei chalazale Gruppen von je vier Kernen entstehen. Im fertigen Embryosack übernimmt eine mikropylare Gruppe die Rolle des Eiapparates. Die beiden chalazalen Gruppen kommen an den Grund des Embryosackes zu liegen, während die zweite mikropylare Gruppe, in welcher Zellbildung unterbleibt, mit den drei Polkernen der drei anderen Gruppen zur Bildung des sekundären Embryosackkernes zusammentreten. Dieser Auffassung entspricht die Formel: CC—I—1a.

Der von STEPHENS (1908, 1909) beschriebene Embryosack der Penaeaceae entsteht durch vier durchwegs simultan verlaufende Kernteilungsschritte. Zwischen den Kernen scheinen niemals ephemere Wandbildungen aufzutreten. Im vierkernigen Stadium zeigen die Kerne eine quadratische oder tetraëdrische Anordnung. Jeder der vier Kerne bildet eine Vierergruppe aus, die drei Zellen und einen freien Kern erzeugt. Die Lagerung dieser Gruppen ist nicht ganz konstant; gewöhnlich liegt eine am Scheitel des Embryosackes, zwei seitlich und eine am Grund; doch kommen auch andere Stellungen vor. Die drei Zellen jeder Gruppe haben gleiches Aussehen und auch, wie es scheint, gleiche physiologische Fähigkeiten. Wenn zwei oder drei Gruppen, wie es vorkommt, gleich weit vom Scheitel entfernt sind, ist es unmöglich vor der Befruchtung zu sagen, welche als Eiapparat fungiert. Gewöhnlich wird die apikale Gruppe befruchtet, doch kann auch gelegentlich der Embryo aus einer seitlichen entstehen.

Von derselben Entstehung und übereinstimmendem Bau wie bei *Penaea* ist der Embryosack von *Euphorbia procera* und *palustris* (MODILEWSKI 1909b, 1910, 1911, SCHÜRHOFF 1924b; vgl. auch Abb. 26, Fig. 10—16) und gelegentlich auch von *Poinsettia pulcherrima* (DONATI 1912, 1913; vgl. auch CARANO 1915b)¹⁾.

¹⁾ Hierher gehört wohl auch der von DESSIA TOFF (1911) beschriebene Embryosack von *Euphorbia virgata* W. R. Dieser Autor gibt folgende Entstehung an: Aus den Embryosackmutterzellen entstehen vier Makrosporenzellen, deren eine durch vier weitere Teilungsschritte zum 16-kernigen Embryosack wird. Dieser Entwicklungsgang kann wohl

Da sowohl bei den Penaeaceae, als auch bei den genannten Euphorbiaceae die Vakuolenbildung vor dem achtkernigen Stadium beginnt, faßt RUTGERS diese Art von Embryosäcken als tetrasporisch auf. Jede der vier Makrosporen entwickelt sich weiter, bildet aber nur eine mikropylare Gruppe von vier Kernen, während die chalazale gänzlich unterdrückt ist. Der Embryosack von *Penaea* und *Euphorbia procera* und *palustris* ist demnach sozusagen eine Kombination von vier Embryosäcken nach dem *Oenothera*-Typus und es kommt ihm nach RUTGERS die Formel AAAA—I—5 zu.

Ein weiterer Fall, der unter dem Sammelbegriff des *Peperomia*-Typus untergebracht werden muß, wurde von HÅKANSSON (1923) bei *Drusa oppositifolia* beobachtet. Der im fertigen Zustande 16-kernige oder gegen 16 Kerne enthaltende Embryosack entsteht durch vier Teilungsschritte ohne Wandbildung aus der Embryosackmutterzelle. Im vierkernigen Stadium scheinen sich drei Kerne nach einiger Zeit, innerhalb welcher Wachstum und Vakuolenbildung eingetreten ist, am chalazalen Ende zu sammeln, während der vierte am oberen Ende allein bleibt. Wir finden also hier diejenige Kernstellung, welche wir gelegentlich als Ausnahme bei Vertretern des *Lilium*-Typus kennen gelernt haben (vgl. S. 203 f.). Dieser einzelne Kern unterliegt zwei Teilungsschritten, die zur Bildung von vier Kernen führen, und die chalazalen teilen sich simultan mit dem mikropylaren, durch die innerhalb der mehrkernigen Zelle vorhandenen Teilungshormone gewissermaßen mitgerissen. An eine solche Erklärung dürfte auch HÅKANSSON gedacht haben, denn er macht die Bemerkung: „Es ist möglich, daß mitunter zwei Makrosporenkerne am oberen Ende liegen bleiben und diese sich vielleicht nur einmal teilen. In diesem Falle würde die Entstehung des Embryosackes also dem *Lilium*-Typus folgen.“ Präparate, welche die Ansicht beweisen könnten, wurden jedoch nicht gefunden.

Durch PALM (1915) sind wir über das Auftreten eines 16-kernigen Embryosackes bei *Pyrethrum parthenifolium* var. *aureum* unterrichtet. Der erste Teilungsschritt liefert ein zweikerniges Stadium, in welchem das Zytoplasma noch homogen ist; erst im Anschluß an das vierkernige Stadium tritt Vakuolenbildung in dem sich stark in die Länge streckenden Embryosack ein und jeder Kern bildet durch zwei weitere Teilungsschritte eine Gruppe von vier Kernen aus. Der fertige Embryosack enthält am mikropylaren Ende die drei Zellen des Eiapparates; unter diesen liegen die zwei verschmelzenden Polkerne; dann folgt eine Gruppe von sieben einkernigen und zu unterst eine große vierkernige Zelle (vgl. Abb. 28). RUTGERS faßt diesen Embryosack als eine Kombination zweier achtkerniger Embryosäcke auf und gelangt zur Formel CC—I—1a. Die beiden theoretischen Embryosäcke liegen entsprechend den Raumverhältnissen übereinander. In dem oberen sind die Kerne in gewöhnlicher Weise angeordnet: zwei Synergiden, eine Eizelle, die beiden Polkerne und drei nebeneinanderliegende Antipodenzellen, die gewissermaßen einen Abschluß gegenüber dem unteren Embryosack bilden. In

mit Rücksicht auf die Übereinstimmung des fertigen Embryosackes mit *E. procera* und *palustris* als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Bei *Euphorbia virgata* W. K. hat MODILEWSKI (1911) einen achtkernigen Embryosack, der sich nach dem Normaltypus aus der untersten Makrospore „einer Reihe von drei“ entwickelt, festgestellt. Vgl. auch JACOBSSON-STIASNY (1916, S. 33 f.) und CHIARUGI (1927, S. 60).

diesem sind die Kerne abnorm verteilt, vier von ihnen bilden Zellen aus, die mit den drei Antipoden des oberen Embryosackes zusammen eine einheitlich erscheinende Zellgruppe bilden, während die vier unteren Kerne

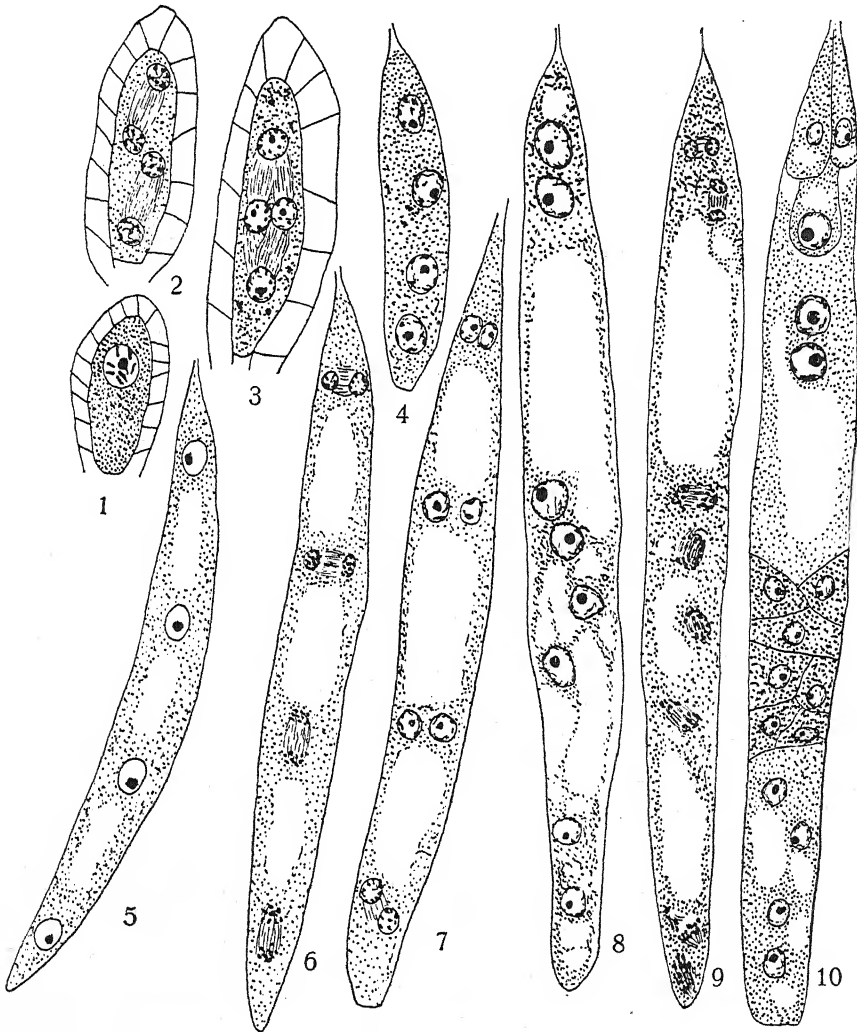


Abb. 28. *Pyrethrum parthenifolium* var. *aureum*. Fig. 1. Embryosackmutterzelle. — Fig. 2. Telophase der zweiten Teilung. — Fig. 3. Die vier Makrosporenkerne durch plasmatische Fäden verbunden. — Fig. 4. Makrosporenkerne die normale lineare Anordnung zeigend. — Fig. 5. Vakuolenbildung zwischen den vier Makrosporenkernen. — Fig. 6. Simultane Teilung der Makrosporenkerne. — Fig. 7. Achtkerniges Stadium. — Fig. 8. Etwas späteres Stadium. — Fig. 9. Letzter Teilungsschritt. — Fig. 10. Fertiger Embryosack. — Nach PALM. Stark vergr.

frei sind. Natürlich läßt sich der Embryosack von *Pyrethrum parthenifolium* var. *aureum* auch unter anderen Gesichtspunkten betrachten. Bei *Tanacetum vulgare* wurde früher die Erscheinung besprochen, daß gewöhn-

lich zwei Makrosporenkerne zum Aufbau des achtkernigen Embryosackes verwendet werden, daß aber auch nicht selten die beiden anderen Makrosporenkerne, die mit den ersteren in einer Zelle liegen, mehr oder weniger in die Embryosackbildung einbezogen werden, wodurch 12-, 14- und vereinzelt auch 16-kernige Embryosäcke entstehen. Was bei *Tanacetum* die Ausnahme ist, erscheint nun bei *Pyrethrum* fixiert. Diese Auffassung hat gegenüber der RUTGERSschen die Einfachheit für sich, sie braucht vor allem nicht die Umbildung der Bestandteile des unteren Embryosackes zu rechtfertigen. —

Die hier besprochenen Beispiele werden genügen, um zu zeigen, daß der *Peperomia*-Typus unter allen hier besprochenen Haupttypen am wenigsten einheitlich ist. Es ist entschieden ein Vorzug der von RUTGERS vertretenen morphologischen Betrachtungsweise, daß sie die wesentlich verschiedene Entstehung und den verschiedenen Bau der 16-kernigen Embryosäcke unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zu erklären imstande ist. Über die phylogenetische Entstehung des *Peperomia*-Typus soll noch an anderer Stelle gesprochen werden. Hier mögen nur noch einige Fälle angeführt werden, wo wenigstens von einer Annäherung an diesen Typus gesprochen werden kann.

Ein intermediäres Verhalten zwischen *Lilium*- und *Peperomia*-Typus wird von SHATTUCK (1905) für *Ulmus americana* angegeben. Bei dieser Pflanze entsteht meist ein Embryosack nach dem *Lilium*-Typus und dann verteilen sich die acht Kerne desselben in normaler Weise. In vielen Fällen kommt es aber zu weiteren Kernteilungen. In diesen Fällen ist zunächst keine Polarität im jungen Embryosack zu erkennen, indem die Kerne im ganzen Zytoplasma desselben verteilt sind. Der Autor stellte da acht bis sechzehn, gelegentlich auch mehr freie Kerne fest. In späteren Stadien sah er Embryosäcke mit mehr als acht Kernen und deutlich ausgeprägter Bipolarität: vier Kerne am mikropylaren und acht oder mehr am chalazalen Pole, die teils die Antipoden, teils die Polkerne vermehren, so daß eine gewisse Ähnlichkeit mit *Gunnera* deutlich ist. Vielleicht steht hier so, wie in einzelnen früher besprochenen Fällen, die Vermehrung der Kernzahl mit der Verteilung der vier Kerne im vierkernigen Stadium in Zusammenhang. In diesem Stadium scheinen nach SHATTUCK variable Verhältnisse zu herrschen. Bald liegen die Kerne zu je zweien an den Enden des jungen Embryosackes, bald sind sie linear oder auch kreuzförmig angeordnet. Im achtkernigen Stadium wurde außer der normalen Verteilung auch eine solche gesehen, wo fünf Kerne am chalazalen Pole lagen, und eine annähernd kreuzweise Anordnung. Vgl. auch die Ausführungen bei JACOBSSON-STIASNY (1916, S. 15 ff.).

Zwischenformen, wie sie zwischen dem *Lilium*- und *Peperomia*-Typus bestehen, lassen sich auch zwischen dem *Plumbagella*- und *Lilium*-Typus ausfindig machen. In dieser Hinsicht wäre auf das gelegentliche Vorkommen von fünf- und sechskernigen Embryosäcken bei *Myricaria* aufmerksam zu machen, das früher (vgl. S. 206) in anderem Zusammenhang bereits besprochen wurde. Ebenso liegen zwischen dem achtkernigen *Lilium*- und dem 16-kernigen *Peperomia*-Embryosack zwölf- und vierzehnkernige, wie wir sie bei *Tanacetum vulgare* besprochen haben. Möglicherweise hängt die Ausbildung solcher Zwischenformen damit zusammen, daß die vier Makrosporenkerne eine gewisse Selbst-

ständigkeit bewahren, welche sich unter anderem auch darin äußert, daß die Zahl der Teilungen, welcher sich die einzelne unterzieht, auch innerhalb derselben Coeno-Makrospore verschieden groß ausfallen kann. Ob dem nun wirklich so ist oder nicht, jedenfalls läßt sich unter den Embryosäcken, welche aus einer vierkernigen Coeno-Makrospore hervorgehen, eine Reihe aufstellen, welche mit dem vierkernigen Embryosacke von *Plumbagella* beginnt und über 5-, 6-, 8-, 12- und 14-kernige Embryosäcke zu den 16-kernigen *Peperomia*-Embryosäcken führt (vgl. die Tabelle bei CARANO 1921). Es ist nun interessant, daß auch die Zahl von 16 Kernen gelegentlich überschritten wird. So kommen bei *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* gelegentlich 20 Kerne vor, die dadurch entstehen, daß einer der vier Makrosporenkerne einen fünften Teilungsschritt durchmacht (CARANO 1921, Taf. XII, Fig. 121). Ein 20-kerniger Embryosack stellt aber bereits die erste Annäherung zum 32-kernigen vor, der vielleicht noch der Entdeckung harret. Bei den Valerianaceae wurde übrigens sogar schon ein 32-kerniger Sack gefunden, der allerdings steril ist und nie den Bau eines befruchtungsfähigen Embryosackes bekommt. In den sterilen Fruchtknotenfächern dieser Familie treten nämlich nach ASPLUND (1920) Samenanlagen auf, die in verschiedener Hinsicht von den fertilen abweichen. Zunächst kommen oft mehrere Zellen des mehrzelligen Archesporis zur Weiterentwicklung; ferner wird bei dieser die Wandbildung ausgeschaltet und es entstehen neben 16- auch 32-kernige Zellen, die jedoch nie einem fertigen Embryosack ähnlich werden. Durch Unregelmäßigkeiten können auch Zellen entstehen, die zwischen 16 und 32 Kerne enthalten. Ob in diesen abweichenden Embryosäcken wirklich Reduktionsteilung stattfindet, ist nicht sicher, aber wahrscheinlich. Denn von ASPLUND wurde häufig Synapsis gesehen und in einem Falle (*Valeriana montana*) durch annähernde Schätzung der Chromosomenzahl die Haploidie festgestellt. — Vgl. auch die ähnlichen Angaben über *Viburnum Lantana* bei FAMILLER (1896).

h) Die Verbreitung der Haupttypen der Embryosackentwicklung im System der Angiospermen

Zur Entscheidung der Frage, welcher Entwicklungstypus des Embryosackes als ursprünglich und welcher als abgeleitet betrachtet werden muß, liefert das wichtigste Material ihre Verbreitung unter den heute lebenden Angiospermen. Aus diesem Grunde wird im folgenden angestrebt, die in der Literatur vorliegenden Angaben zu einer Liste zu verwerten, welche den Embryosacktypus der verschiedenen Pflanzen enthält. Von einer Angabe der Modifikationen der einzelnen Haupttypen wurde bei dieser Liste abgesehen. Die verschiedenen Modifikationen wurden bereits in den vorangehenden besprochen und auf diese Ausführungen wird allenfalls bei der betreffenden Pflanze verwiesen.

Die Aufzählung der Pflanzenfamilien folgt dem System WETTSTEINS (1924).

Casuarinaceae.

Casuarina stricta

N.-T. FRYE 1903; vgl. Abb. 12 auf S. 109

Betulaceae.

Betula alba

N.-T. NAWASCHIN 1894a

Alnus alnobetula

N.-T. WOLPERT 1910

Fagaceae.		
<i>Quercus velutina</i>	N.-T.	CONRAD 1900 (N.-T. wahrscheinlich nach den Abbildungen)
" <i>robur</i>	N.-T.	KLEBELSBERG 1910
<i>Fagus silvatica</i>	N.-T.?	BENSON 1894
<i>Castanea vulgaris</i>	N.-T.?	" 1894
Myricaceae.		
<i>Myrica Gale</i>	N.-T.	KERSHAW 1909 a
" <i>Lobii</i>	N.-T.	TREUB 1891
Leitneriaceae.		
<i>Leitneria floridana</i>	N.-T.	W. M. PFEIFER 1912
Juglandaceae.		
<i>Juglans regia</i>	N.-T.	NAWASCHIN und FINN 1913
" <i>nigra</i>	N.-T.	" 1913
		Nach KARSTEN 1902 kann die Embryo-sackentwicklung bei den von ihm unter-suchten Arten <i>Juglans regia</i> , <i>nigra</i> , <i>cordiformis</i> , <i>Carya amara</i> , <i>tomentosa</i> , <i>Pterocarya fraxinifolia</i> entweder nach dem N.-T. oder dem Lil.-T. vor sich gehen, ohne daß der Autor näher an-gibt, bei welchen Arten die betreffende Entwicklung stattfindet.
Salicaceae.		
<i>Populus canadensis</i>	Scilla-T. (ver-einzelt N.-T.)	GRAF 1921
" <i>tremula</i>	Scilla-T.	" 1921
<i>Salix petiolaris</i>	} Scilla- oder Lil.-T.?	} CHAMBERLAIN 1897: Die Embryosack-mutterzelle liefert 1 oder 2 Makro-sporen, aber wird auch bisweilen direkt zum Embryosack.
" <i>glaucochylla</i>		
" <i>tristis</i>		
" <i>cordata</i>		
" <i>fragilis</i>		
" <i>aurita</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
	N.-T.	" 1879/80
Moraceae.		
<i>Dorstenia drakeana</i>	N.-T.	MODILEWSKI 1908 a (3 Tetraden)
" <i>turnerifolia</i>	N.-T.	" 1908 a (3 ")
<i>Ficus hirta</i>	N.-T.	TREUB 1902, vielleicht parthenogenetisch
Cannabaceae.		
<i>Cannabis sativa</i>	N.-T.	ZINGER 1898
<i>Humulus lupulus</i>	N.-T.	" 1898, WINGE 1914, TOURNOIS 1914 (3 Tetraden)
Ulmaceae.		
<i>Ulmus americana</i>	Lil.-T.	Fertiger Embryosack oft mit mehr als 8 Kernen (SHATTUCK 1905)
<i>Celtis occidentalis</i>	N.-T.	(JÖNSSON 1879/80)
Urticaceae.		
<i>Urtica cannabina</i>	N.-T.	MODILEWSKI 1908 a (3 Tetraden)
" <i>dioica</i>	N.-T.	" 1908 a, STRASBURGER 1910 a
<i>Elatostema acuminatum</i>	N.-T.	STRASBURGER 1910 a
Piperaceae.		
<i>Piper subpeltatum</i>	Lil.-T.	PALM 1915, HAUSER 1918
" <i>medium</i>	Lil.-T.	JOHNSON 1902 a
" <i>Betel</i> var. <i>monoicum</i>	Lil.-T.	" 1902 a, 1910
" <i>adunca</i>	Lil.-T.	" 1902 a
" <i>tuberculatum</i>	Lil.-T.	FISHER 1914
<i>Heckeria umbellata</i>	Lil.-T.	JOHNSON 1902 a
" <i>peltata</i>	Lil.-T.	" 1902 a
<i>Peperomia hispidula</i>	Pep.-T.	" 1907, 1914
" <i>pellucida</i>	Pep.-T.	" 1900 b, c, 1902 a
" <i>Sintensi</i>	Pep.-T.	W. H. BROWN 1908
" <i>arifolia</i>	Pep.-T.	W. H. " 1908

<i>Peperomia ottoniana</i>	Pep.-T.	W. H. BROWN 1908
" <i>magnoliifolia</i>	Pep.-T.	HAUSER 1918
	(wahrsch.)	
" <i>blanda</i>	Pep.-T.	" 1918, FISHER 1914
" <i>marmorata</i>	Pep.-T.	" 1918
" <i>resediflora</i>	Pep.-T.	" 1918
" <i>Verschaffeltii</i>	Pep.-T.	ABELE 1923
" <i>metallica</i>	Pep.-T.	FISHER 1914, ABELE 1923
" <i>reflexa</i>	Pep.-T.	" 1914
" <i>verticillata</i>	Pep.-T.	" 1914
" <i>scandens</i>	Pep.-T.	" 1914
" <i>Fraseri</i> v. <i>resediflora</i>	Pep.-T.	" 1914
" <i>galioides</i>	Pep.-T.	" 1914
" <i>incana</i>	Pep.-T.	ABELE 1924 ¹⁾
Saururaceae.		
<i>Saururus cernuus</i>	Scilla-T.	JOHNSON 1900 a
" sp.	N.-T.	" 1905 (The functional megaspore is one of three)
<i>Houttuynia cordata</i>	N.-T.	SHIBATA und MIYAKE 1908 (teilweise parthenogenetisch)
" sp.	N.-T.	JOHNSON 1905
<i>Anemoniopsis</i> sp.	Scilla-T.?	" 1905
Chloranthaceae.		
<i>Chloranthus chinensis</i>	N.-T.	ARMOUR 1906
<i>Hedyosmium nutans</i>	N.-T.	JOHNSON 1905, EDWARDS 1920 (3 Tetraden)
" <i>arborescens</i>	N.-T.	EDWARDS 1920 (3 Tetraden)
Lacistemonaceae.		
<i>Lacistema myricoides</i>	N.-T.	JOHNSON 1905 (3 Tetraden)
Proteaceae.		
<i>Stenocarpus sinuatus</i>	N.-T.	TASSI 1898 b
<i>Protea lepidocarpon</i>	N.-T.	BALLANTINE 1909
	(wahrsch.)	
Santalaceae.		
<i>Thesium divaricatum</i>	N.-T.	GUIGNARD 1885
<i>Osyris alba</i>	N.-T.	" 1885
Myzodendraceae.		
<i>Myzodendron quadriflorum</i>	N.-T.?	SKOTTSBERG 1918
Loranthaceae.		
<i>Viscum articulatum</i>	Scilla-T.	TREUB 1883
" <i>album</i>	N.-T.	PISEK 1922, 1923
<i>Arceuthobium oxycedri</i>	N.-T.	T. JOHNSON 1888 (3 Tetraden)
Balanophoraceae.		
<i>Helosis guyanensis</i>	Lil.-T.	UMIKER 1920 (mit reduzierter Antipoden-region)
<i>Balanophora elongata</i>	Lil.- oder Scilla-T.	TREUB 1898, ERNST 1914 (parthenogenetisch)
<i>Rhopalocnemis phalloides</i>	Lil.-T.	LOTSY 1901
Cynomoriaceae.		
<i>Cynomorium coccineum</i>	N.-T.	PIROTTA und LONGO 1901, JUEL 1903 b
Polygonaceae.		
<i>Rumex salicifolius</i> ²⁾	N.-T.	FINK 1899
" <i>crispus</i>	N.-T.	DUDGEON 1918
<i>Polygonum divaricatum</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a
" <i>amphibium</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
" <i>capitatum</i>	N.-T.	" 1916
" <i>persicaria</i>	N.-T.	SOUÈGES 1919/20
<i>Koenigia islandica</i>	N.-T.	HAGERUP 1926
	(wahrsch.)	

¹⁾ Vgl. auch die Angaben JÖNSSONS über *P. reniformis*.²⁾ Die Angaben von ROTH 1907 lassen nichts Sicheres über die Art der Embryosackbildung erkennen.

Chenopodiaceae.		
<i>Chenopodium vulvaria</i>	N.-T.	FISCHER 1880
<i>Habitzia tamnoides</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
<i>Salsola kali</i>	N.-T.	ROMELL 1919
<i>Beta vulgaris</i>	N.-T.	ARTSCHWAGER 1927
Amarantaceae ¹⁾ .		
<i>Celosia argentea</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882
<i>Gomphrena decumbens</i>	N.-T.	FISCHER 1880
Thelygonaceae.		
<i>Thelygonum cynocrambe</i>	N.-T.	SCHNEIDER 1914
Nyctaginaceae.		
<i>Althionia nyctaginea</i>	N.-T.	FISCHER 1880
<i>Oxybaphus nyctagineus</i>	N.-T.	" 1880
<i>Mirabilis jalapa</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916, GUIGNARD 1882a
Aizoaceae.		
<i>Mesembryanthemum floribundum</i>	N.-T.?	JÖNSSON 1879/80
" <i>bulbosum</i>	N.-T.?	GUIGNARD 1882a
" <i>Ecklonis</i>	N.-T.?	" 1882a
" <i>pomederialium</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
" <i>linguiformis</i>	N.-T.	HUBER 1924
" <i>pseudotruncatellum</i>	Lil.-T.	W. SCHMID 1925
Cactaceae.		
<i>Phyllocactus</i> sp.	Lil.-T.	D'HUBERT 1879
Portulacaceae.		
<i>Claytonia virginica</i>	N.-T.	COOK 1903a, DAHLGREN 1916
<i>Calandrina discolor</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
Caryophyllaceae ²⁾ .		
<i>Melandrium rubrum</i>	N.-T.	STRASBURGER 1910b (3 Tetraden)
<i>Lychnis dioica</i>	N.-T.	PEROTTI 1913
<i>Silene cucubalus</i>	N.-T.	" 1913
" <i>obtusifolia</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a
<i>Gypsophila saxifraga</i>	N.-T.	PEROTTI 1913
<i>Sabulina longifolia</i>	Scilla-T.	FISCHER 1880
<i>Cerastium glomeratum</i>	N.-T.	PEROTTI 1913
<i>Arenaria</i> sp.	Scilla-T.	FISCHER 1880
<i>Tunica prolifera</i>	N.-T.	PEROTTI 1913
<i>Stellaria media</i>	N.-T.	" 1913
" <i>holostea</i>	N.-T.?	VESQUE 1878
<i>Sagina procumbens</i>	N.-T.	SOUÈGES 1924b
<i>Agrostemma githago</i>	N.-T.	COOK 1903b
Die Angaben von GIBBS 1907 über das Vorkommen des Lil.-T. bei <i>Stellaria media</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> erscheinen durch PEROTTI 1913 richtiggestellt; vgl. auch DAHLGREN 1916.		
Euphorbiaceae.		
<i>Croton ciliatoglanduliferum</i>	N.-T.	MODILEWSKI 1910
<i>Mercurialis annua</i>	N.-T. ³⁾	JÖNSSON 1879/80, STRASBURGER 1909b, MALTE 1910
<i>Ricinus communis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a, MODILEWSKI 1910
<i>Hevea brasiliensis</i>	N.-T.	C. HEUSSER 1919

¹⁾ Bei *Amarantus blitum*, *emarginatus* und *reflexus* beobachtete DAHLGREN (1916) die Bildung von Tetradenzellen.

²⁾ N.-T. innerhalb aller Unterabteilungen der Familie nach ROCÉN 1926; aus der vorläufigen Mitteilung läßt sich nicht genau entnehmen, welche Arten er untersucht hat.

³⁾ MALTE (1910) erhielt allerdings zuweilen auch Präparate, wo der junge Embryosack anscheinend nicht von Schwesterzellen begleitet war.

<i>Ceramanthus</i> sp.	Oen.-T.	ARNOLDI 1912
<i>Scepasma buxifolia</i>	N.-T.	" 1912
<i>Glochidion</i> sp.	N.-T.	" 1912
<i>Acalypha</i> sp.	Pep.-T.?	" 1912
<i>Trigonostemon</i> sp.	N.-T.	" 1912
<i>Securinega ramiflora</i>	N.-T.	MODILEWSKI 1910
<i>Manihot dichotoma</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924b
<i>Codiaeum</i> sp.	Oen.-T.	ARNOLDI 1912; vgl. S. 190
<i>Poinsettia pulcherrima</i>	meist N.-T. ¹⁾	CARANO 1915b
<i>Euphorbia spinosa</i>	N.-T.	DONATI 1913
" <i>nicaeensis</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924b
" <i>corollata</i>	N.-T.	LYON 1898
" <i>palustris</i>	Pep.-T.	MODILEWSKI 1911
" <i>virgata</i>	? Pep.-T. ²⁾	DESSIATOFF 1911
" <i>procera</i>	Pep.-T.	MODILEWSKI 1909b, 1910, SCHÜRHOFF 1924b
" <i>Prestlii</i>	N.-T.	WENIGER 1917
" <i>splendens</i>	N.-T.	" 1917
" <i>lathyris</i>	N.-T.	MODILEWSKI 1910, DONATI 1913
" <i>salicifolia</i>	N.-T.	" 1910
" <i>meloformis</i>	N.-T.	" 1910
" <i>globosa</i>	N.-T.	" 1910
" <i>cyparissias</i>	N.-T.	" 1910, BOHN 1924
" <i>corolloides</i>	N.-T.	" 1910
" <i>variegata</i>	N.-T.	" 1910
" <i>helioscopia</i>	N.-T.	" 1910, DONATI 1913
" <i>Gerardiana</i>	N.-T.	" 1910, BOHN 1924
" <i>Ipecacuanha</i>	N.-T.	" 1910
" <i>heterophylla</i>	N.-T.	" 1910
" <i>platyphylla</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924b
" <i>peplus</i>	N.-T.	DONATI 1913
" <i>dulcis</i>	? Lil.-T.	CARANO 1925, 1926; vgl. darüber S. 204f.
<i>Phyllanthus angustifolius</i>	N.-T.	MODILEWSKI 1910
" <i>meloformis</i>	N.-T.?	" 1910
Buxaceae.		
<i>Buxus arborescens</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80; vgl. auch SAMUELSSON 1913, S. 174
Callitrichaceae.		
<i>Callitriche verna</i>	N.-T.	JÖRGENSEN 1923
" <i>stagnalis</i>	N.-T.	" 1923
" <i>hamulata</i>	N.-T.	" 1923
" <i>autumnalis</i>	N.-T.	" 1923
Hamamelidaceae.		
<i>Hamamelis virginiana</i>	N.-T.	SHOEMAKER 1905
Platanaceae.		
<i>Platanus orientalis</i>	N.-T.	NICOLOFF 1911, BRETZLER 1924, BROUWER 1923
" <i>acerifolia</i>	N.-T.	BRETZLER 1924
Magnoliaceae.		
<i>Magnolia virginiana</i>	N.-T.	MANEVAL 1914
<i>Liriodendron tulipifera</i>	N.-T.	" 1914
<i>Drimys Winteri</i>	N.-T.	STRASBURGER 1905a
Anonaceae.		
<i>Asimina triloba</i>	N.-T.	HERMS 1907
<i>Cananga odorata</i>	N.-T.	OES 1914
Aristolochiaceae.		
<i>Aristolochia clematitis</i>	N.-T.	JACOBSSON-STIASNY 1918, KRATZER 1918
<i>Asarum europaeum</i>	N.-T.	" 1918, JÖNSSON 1879/80

¹⁾ Vereinzelt ist ein 16 kerniger Embryosack beobachtet (DONATI 1912, 1913).

²⁾ Zweifelhafte Angabe, daß sich aus einer der 4 Makrosporen ein 16 kerniger Embryosack entwickelt. Vgl. diesbezüglich auch CHIARUGI (1927, S. 60).

Rafflesiaceae.		
<i>Rafflesia Patma</i>	N.-T.	ERNST u. SCHMID 1909, 1913 (3 Tetraden)
" <i>Rochussenii</i>	N.-T.	" " " 1913
" <i>Hasseltii</i>	N.-T.	" " " 1913
<i>Pilostyles ingae</i>	N.-T.?	ENDRISS 1902 (3 Tetraden)
<i>Brugmansia Zippelii</i>	N.-T.	ERNST u. SCHMID 1913 (3 Tetraden)
<i>Cytinus hypocistis</i>	N.-T.	BERNARD 1903
Hydnoraceae.		
<i>Hydnora africana</i>	Lil.-T.	DASTUR 1922
<i>Prosopanche bertonensis</i>	Scilla.-T.	CHODAT 1916
Lardizabalaceae.		
<i>Akebia quinata</i>	N.-T.	VELSER 1913
Berberidaceae.		
<i>Mahonia aquifolia</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>indica</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a (3 Tetraden)
<i>Jeffersonia diphylla</i>	N.-T.	ANDREWS 1895
<i>Podophyllum peltatum</i>	N.-T.	KOERNICKE 1901b, MOTTIER 1898a, LUB-LINER 1925b
Ranunculaceae.		
<i>Caltha palustris</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a, MOTTIER 1895
<i>Helleborus europaeus</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>viridis</i>	N.-T.	" " "
" <i>foetidus</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882, MOTTIER 1898
<i>Aquilegia canadensis</i>	N.-T.	MOTTIER 1895
<i>Ranunculus septentrionalis</i>	N.-T.	COULTER 1898, MOTTIER 1895
" <i>multifidus</i>	N.-T.	" 1898
" <i>abortivus</i>	N.-T.	" 1898, MOTTIER 1895
" <i>recurvatus</i>	N.-T.	MOTTIER 1895
" <i>ficaria</i>	N.-T.	SOUÈGES 1910—1914
<i>Batrachium longirostris</i>	N.-T.	RIDDLE 1905c
<i>Ceratocephalus falcatus</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a
<i>Adonis autumnalis</i>	N.-T.	SOUÈGES 1912
<i>Anemonella thalictroides</i>	N.-T.	MOTTIER 1895
<i>Clematis cirrhosa</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a, HÉRAIL 1889
<i>Myosurus minimus</i>	N.-T.	MANN 1892, STRASBURGER 1879a, SWINGLE 1908, TSCHERNOJAROW 1926
<i>Thalictrum dioicum</i>	N.-T.	MOTTIER 1895
" <i>purpurascens</i>	N.-T.	OVERTON 1902, 1909
<i>Delphinium tricornes</i>	N.-T.	MOTTIER 1895
<i>Hepatica acutiloba</i>	N.-T.	" 1895
Lauraceae.		
<i>Cinnamomum Sieboldi</i>	N.-T.	TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918
Nymphaeaceae.		
<i>Cabomba piauihiensis</i>	N.-T.	COOK 1906
" <i>caroliniana</i>	N.-T.	NITZSCHE 1914
" <i>aquatica</i>	N.-T.	" 1914
<i>Brasenia purpurea</i>	N.-T.	COOK 1906
" <i>Schreberi</i>	N.-T.?	RACIBORSKI 1894
<i>Castalia odorata</i>	N.-T.	COOK 1902
" <i>pubescens</i>	N.-T.	" 1906
" <i>ampla</i>	N.-T.	" 1906
<i>Nuphar luteum</i>	N.-T.	YORK 1904
<i>Nymphaea advena</i>	N.-T.	COOK 1902, 1906, SEATON 1908
Ceratophyllaceae.		
<i>Ceratophyllum submersum</i>	N.-T.	STRASBURGER 1902
" <i>demersum</i>	N.-T.	DE KLERCKER 1885
Sarraceniacae.		
<i>Sarracenia purpurea</i>	N.-T.	SHREVE 1905, 1906
" <i>Chelsoni</i>	N.-T.	SCHWEIGER 1909
Papaveraceae.		
<i>Sanguinaria canadensis</i>	N.-T.	SURFACE 1905

<i>Dicentra mirabilis</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Fumaria officinalis</i>	N.-T.	" "
Tovariaceae.		
<i>Tovaria pendula</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1926 b, S. 252
Cruciferae.		
<i>Sisymbrium tataracifolium</i>	N.-T.	VANDENDRIES 1909
" <i>Thalianum</i>	N.-T.	" 1909
<i>Cardamine pratensis</i>	N.-T.	" 1909
" <i>bulbifera</i>	N.-T.	SCHWARZENBACH 1922
" <i>pentaphylla</i>	N.-T.	" 1922
" <i>polyphylla</i>	N.-T.	" 1922
" <i>pinnata</i>	N.-T.	" 1922
<i>Draba verna</i>	N.-T.	VANDENDRIES 1909, BANNIER 1923
<i>Capsella bursa pastoris</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Alyssum macrocarpum</i>	N.-T.	RIDDLE 1898
Moringaceae.		
<i>Moringa oleifera</i>	vgl. S. 192	RUTGERS 1923
Cistaceae.		
<i>Cistus salvifolius</i>	N.-T.	CHIARUGI 1925
" <i>monspeliensis</i>	N.-T.	" 1925
" <i>laurifolius</i>	N.-T.	" 1925
<i>Halimium halimifolium</i>	N.-T.	" 1925
<i>Tuberaria guttata</i>	N.-T.	" 1925
<i>Helianthemum apeninum</i>	N.-T.	" 1925
" <i>ledifolium</i>	N.-T.	" 1925
" <i>alpestre</i>	N.-T.	" 1925
" <i>Rhodax</i>	N.-T.	FISCHER 1880
<i>Fumana procumbens</i>	N.-T.	CHIARUGI 1925
" <i>arabica</i>	N.-T.	" 1925
Tamaricaceae.		
<i>Myricaria germanica</i>	Lil.-T.	FRISENDAHL 1912
Elatinaceae.		
<i>Elatine hydropiper</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
Droseraceae.		
<i>Drosera rotundifolia</i>	N.-T.	PACE 1912
" sp. sp.	N.-T.	C. A. PETERS 1898
Violaceae.		
<i>Hybanthus concolor</i>	N.-T.	ANDREWS 1910
<i>Viola odorata</i>	N.-T.	BLISS 1912
" <i>pedata</i>	N.-T.	" 1912
" <i>fimbriatula</i>	N.-T.	" 1912
" <i>cucullata</i>	N.-T.	" 1912
" <i>odorata</i> × <i>hirta</i>	N.-T.	SCHNARF 1922 a
Passifloraceae.		
<i>Passiflora trifasciata</i>	N.-T.	KRATZER 1918
" <i>suberosa</i>	N.-T.	" 1918
" <i>quadrangularis</i>	N.-T.	" 1918
" „ <i>impératrice Eugénie</i> “	N.-T.	" 1918
Caricaceae.		
<i>Carica papaya</i>	?	HEILBORN 1921 a; ein fünfkerniger Embryosack unklarer Entstehung, der entweder als ein durch Hemmung der Antipodenregion reduzierter Lil.-T. od. als ein „modifizierter“ <i>Plumbagella</i> -T. aufzufassen ist. — KRATZER 1918 hat für <i>C. papaya</i> N.-T. angegeben.
" <i>chrysopetala</i>	?	
" <i>pentagona</i>	?	
" <i>candamarcensis</i>	?	
Loasaceae.		
<i>Loasa tricolor</i>	N.-T.	KRATZER 1918
" <i>vulcanica</i>	N.-T.	" 1918
" <i>hispida</i>	N.-T.	" 1918

<i>Blumenbachia Hieronymi</i>	N.-T.	KRATZER 1918
<i>Gronovia scandens</i>	N.-T.	" 1918
<i>Mentzelia aurea</i>	N.-T.	" 1918
" <i>albescens</i>	N.-T.	" 1918
" <i>Gonsatti</i>	N.-T.	" 1918
<i>Cajophora lateritia</i>	N.-T.	" 1918
Begoniaceae.		
<i>Begonia tuberosa</i>	N.-T.	KRATZER 1918
" <i>Froebelii</i>	N.-T.	" 1918
" <i>hirtella</i>	N.-T.	" 1918
" <i>manicata</i>	N.-T.	" 1918
" „Knollenbegonien“	N.-T.	" 1918
Datisceae.		
<i>Datisca cannabina</i>	Scilla-T.	HIMMELBAUR 1909
Actinidiaceae.		
<i>Saurauia napaulensis</i>	N.-T.	SCHNARF 1924
Theaceae.		
<i>Camellia theifera</i>	Lil.-T.	COHEN-STUART 1918; (CAVARA 1899 gab N.-T. an)
Guttiferae.		
<i>Hypericum quadrangulum</i>	N.-T.	SCHNARF 1914
" <i>perforatum</i>	N.-T.	" 1914
<i>Garcinia Kydia</i>	? vgl. S. 191	TREUB 1911
" <i>Treubii</i>	? vgl. S. 191	" 1911
Crassulaceae.		
<i>Bryophyllum crenatum</i>	N.-T.	ROMBACH 1911
<i>Sempervivum styriacum</i>	N.-T.	JACOBSSON-STIASNY 1913 a
" <i>calcareum</i>	N.-T.	" 1913 a
" <i>acuminatum</i>	N.-T.	" 1913 a
" <i>alpinum</i>	N.-T.	" 1913 a
" <i>cinerascens</i>	N.-T.	" 1913 a
<i>Sedum</i> sp. sp.	? Lil.-T.	D'HUBERT 1896
Saxifragaceae.		
<i>Astilbe japonica</i>	N.-T.	WEBB 1903
<i>Saxifraga granulata</i>	N.-T.	JUEL 1907, SCHÜRHOFF 1925 a
" <i>umbrosa</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>ligulata</i>	N.-T.	PAGE 1912
" <i>Huetii</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>decipiens</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1925 a
" <i>decipiens</i> × <i>granulata</i>	N.-T.	" 1925 a
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Francoa appendiculata</i>	N.-T.	VAN DER ELST 1909, GÄUMANN 1919
" <i>ramosa</i>	N.-T.	GÄUMANN 1919
<i>Tellima grandiflora</i>	N.-T.	VAN DER ELST 1919
<i>Philadelphus coronarius</i>	N.-T.	GÄUMANN 1919 ¹⁾
<i>Parnassia palustris</i>	N.-T.	CHODAT 1907, PAGE 1912
<i>Ribes aureum</i>	N.-T.	FISCHER 1880
" <i>malvaceum</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>pallidum</i>	N.-T.	HIMMELBAUR 1911
Pittosporaceae.		
<i>Pittosporum Timorensse</i>	N.-T.	BREMER 1916
Bruniaceae.		
<i>Staavia glutinosa</i>	N.-T.	SAXTON 1910
<i>Andoninia capitata</i>	N.-T.	" 1910
<i>Berzelia languinosa</i>	N.-T.	" 1910
<i>Brunia nodiflora</i>	N.-T.	" 1910

¹⁾ VAN DER ELST (1909) gibt für *Ph. coronarius* und *inodorus* Lil.-T. an.

Podostemonaceae.

<i>Oenone Imthurni</i>	Scilla-T.(mod.)	WENT 1908, 1910
" <i>Richardiana</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1926
" <i>Versteegiana</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1926
" <i>Staheliana</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1926
<i>Moutrera fluviatilis</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1910, 1926
<i>Lophogyne capillacea</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1910
<i>Ryncholacis macrocarpa</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1910
<i>Cladopus Nymani</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1912, 1926
<i>Apinagia divertens</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1910
" <i>Goejel</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1910
" <i>perpusilla</i>	Scilla-T.(mod.)	" 1910, 1926
<i>Lawia zeylannica</i>	Scilla-T.(mod.)	MAGNUS 1913
<i>Hydrobium olivaceum</i>	Cypr.-T.	" 1913
<i>Farmeria metzgerioides</i>	Cypr.-T.	" 1913
<i>Podostemon subulatus</i>	Cypr.-T.	" 1913
<i>Dieraea elongata</i>	Dieraea-T.	" 1913
<i>Tristicha hypnoides</i>	Scilla-T.(mod.)	WENT 1926

Hydrostachyaceae.

<i>Hydrostachys</i> sp.	N.-T.	PALM 1915
-------------------------	-------	-----------

Rosaceae.

<i>Spiraea Lindleyana</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902 (3 Tetraden)
" <i>filipendula</i>	N.-T.	" 1902
<i>Rhodotypos kerrioides</i>	N.-T.	" 1902
<i>Rubus caesius</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
" <i>fruticosus</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
<i>Fragaria vesca</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a, PÉCHOUTRE 1902
<i>Potentilla rupestris</i>	N.-T.	FORENBACHER 1914
" <i>reptans</i>	N.-T.	" 1914
<i>Geum strictum</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
" <i>urbanum</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
<i>Alchemilla vulgaris</i>	N.-T.	" 1902
" <i>arvensis</i>	N.-T.	MURBECK 1901 a
<i>Sanguisorba officinalis</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880, PÉCHOUTRE 1902
" <i>tenuifolia</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
<i>Agrimonia eupatoria</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880, PÉCHOUTRE 1902
<i>Prunus spinosa</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
" <i>avium</i>	N.-T.	RUEHLE 1924
<i>Cerasus Juliana</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
<i>Armeniaca vulgaris</i>	N.-T.	" 1902
<i>Eryobotrya japonica</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Neurada procumbens</i>	N.-T.	MURBECK 1916
<i>Sorbus aucuparia</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
<i>Kerria japonica</i>	? N.-T.	" 1902
<i>Rosa livida</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a
" <i>myriacantha</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902
<i>Crataegus oxyacantha</i>	N.-T.	" 1902
<i>Cydonia japonica</i>	N.-T.	" 1902
" <i>vulgaris</i>	N.-T.	" 1902
<i>Mespilus germanica</i>	N.-T.	" 1902
<i>Pirus communis</i>	N.-T.	" 1902, OSTERWALDER 1910
" <i>malus</i>	N.-T.	" 1902, " 1910
<i>Amygdalus campestris</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>communis</i>	N.-T.	PÉCHOUTRE 1902

Mimosaceae.

<i>Acacia retinodes</i>	N.-T.	GUIGNARD 1881 a
" <i>salicina</i>	N.-T.	" 1881 a
" <i>farnesiana</i>	N.-T.	" 1881 a
" <i>albida</i>	N.-T.	" 1881 a
" <i>rostellifolia</i>	Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80

Papilionaceae.

<i>Caesalpinia mimosoides</i>	N.-T.	GUIGNARD 1881 a
<i>Cassia tomentosa</i>	N.-T.	SAXTON 1907

<i>Gleditschia caspica</i>	N.-T.	GUIGNARD 1881 a
" <i>triacanthos</i>	N.-T.	" 1881 a
<i>Cercis siliquastrum</i>	N.-T.	" 1881 a, HÉRAUL 1889
<i>Lupinus polyphyllus</i>	Scilla- od.	" 1881 a
" <i>luteus</i>	Lil.-T.	"
<i>Cytisus laburnum</i>	Scilla-T.	" 1881 a
" <i>purpureus</i>	N.-T.	" 1881 a
" <i>Adami</i>	? N.-T.	" 1881 a
<i>Medicago arborea</i>	N.-T.	TISCHLER 1903 b
<i>Vicia americana</i>	Lil.-T.	GUIGNARD 1881 a
<i>Phaseolus vulgaris</i>	N.-T.	MARTIN 1914
" <i>multiflorus</i>	N.-T.	M. BROWN 1917, WEINSTEIN 1926
<i>Orobis angustifolius</i>	N.-T.	GUIGNARD 1881 a
<i>Lathyrus odoratus</i>	N.-T.	" 1881 a
<i>Chorozema varium</i>	Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Edwardsia grandiflora</i>	N.-T.	" 1881 a
	? N.-T.	" 1881 a
Penaeaceae.		
<i>Penaea mucronata</i>	Pep.-T.	STEPHENS 1908, 1909
" <i>ovata</i>	Pep.-T.	" 1908, 1909
<i>Brachysiphon imbricatus</i>	Pep.-T.	" 1908, 1909
<i>Sarcocolla squamosa</i>	Pep.-T.	" 1908, 1909
" <i>formosa</i>	Pep.-T.	" 1908, 1909
" <i>fucata</i>	Pep.-T.	" 1908, 1909
Geissolomataceae.		
<i>Geissoloma marginatum</i>	N.-T.	STEPHENS 1910
Thymelaeaceae.		
<i>Daphne alpina</i>	N.-T.	STRASBURGER 1909 a
" <i>odora</i>	N.-T.	OSAWA 1913 a
" <i>kiusiana</i>	N.-T.	" 1913 a
<i>Wikstroemia canescens</i>	N.-T.	STRASBURGER 1910 b
<i>Gnidia carinata</i>	N.-T.	" 1909 a
<i>Daphnopsis Schwartzii</i>	N.-T.	GUÉRIN 1915
Elaeagnaceae.		
<i>Elaeagnus hortensis</i>	N.-T.	SERVETTAZ 1909
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	N.-T.	" 1909
<i>Shepherdia canadensis</i>	N.-T.	" 1909
Lythraceae.		
<i>Lythrum salicaria</i>	N.-T.	TISCHLER 1917
<i>Cuphea Zinnapanii</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>Jorullensis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
Sonneratiaceae.		
<i>Sonneratia apetala</i>	N.-T.	KARSTEN 1891
Rhizophoraceae.		
<i>Rhizophora mangle</i>	N.-T.	COOK 1907 c, KARSTEN 1891
<i>Cerriops Candolleana</i>	N.-T.	KARSTEN 1891
<i>Rhizophora mucronata</i>	N.-T.	" 1891
<i>Bruguiera eriopetala</i>	N.-T.	" 1891
" <i>caryophylloides</i>	N.-T.	" 1891
" <i>parviflora</i>	N.-T.	" 1891
Nyssaceae.		
<i>Davidia involucrata</i>	wahrsch. N.-T.	HORNE 1909
Melastomaceae.		
<i>Tibouchina holosericea</i>	N.-T.	TASSI 1898 a
" <i>semidecandra</i>	N.-T.	ZIEGLER 1925
<i>Bertolonia marmorata</i>	N.-T.	RUYS 1925
" <i>pubescens</i>	N.-T.	ZIEGLER 1925
<i>Miconia racemosa</i>	N.-T.	RUYS 1925
<i>Triuranthera Winkleri</i>	N.-T.	" 1925
<i>Memecylon edule</i>	N.-T.	" 1925
" <i>floribundum</i>	N.-T.	" 1925

<i>Mouriria anomala</i>	N.-T.	RUYS 1925
<i>Monochaetum ensiforme</i>	N.-T.	ZIEGLER 1925
<i>Heeria rosea</i>	N.-T.	" 1925
<i>Medinilla venosa</i>	N.-T.	" 1925
Oenotheraceae.		
<i>Jussieuia</i> cf. <i>villosa</i>	Oen.-T.	TÄCKHOLM 1915
" <i>suffruticosa</i>	Oen.-T.	" 1915
<i>Epilobium hirsutum</i>	Oen.-T.	" 1915
" <i>angustifolium</i>	Oen.-T.	" 1915, WERNER 1915, MODILEWSKI 1909 a
" <i>hirsutum</i> × <i>montanum</i>	Oen.-T.	HÄKANSSON 1924
" <i>parviflorum</i>	Oen.-T.	SCHWEMMLE 1924
" <i>roseum</i>	Oen.-T.	" 1924
" <i>Dodonaei</i>	Oen.-T.	MODILEWSKI 1909 a
<i>Boisduvalia densiflora</i>	Oen.-T.	TÄCKHOLM 1915
<i>Clarkia pulchella</i>	Oen.-T.	" 1915
" <i>elegans</i>	Oen.-T.	" 1915
" sp.	Oen.-T.	WERNER 1915
<i>Godetia Whitneyi</i>	Oen.-T.	TÄCKHOLM 1915
" sp.	Oen.-T.	" 1915
" <i>amoena</i>	Oen.-T.	" 1915
" <i>"Gloriosa" hort.</i>	Oen.-T.	" 1915
<i>Oenothera nutans</i>	Oen.-T.	ISHIKAWA 1918
" <i>pycnocarpa</i>	Oen.-T.	" 1918, MODILEWSKI 1909
" <i>tetraptera</i>	Oen.-T.	WERNER 1915 ¹⁾
" <i>biennis</i>	Oen.-T.	DAVIS 1910, WERNER 1915
" <i>Lamarckiana</i>	Oen.-T.	GEERTS 1908, 1909, WERNER 1915
" <i>rhizocarpa</i>	Oen.-T.	WERNER 1915
" <i>coccinea</i>	Oen.-T.	" 1915
" <i>rubrinervis</i>	Oen.-T.	O'NEAL 1923
<i>Fuchsia</i> sp.	Oen.-T.	WERNER 1915
<i>Lopezia coronata</i>	Oen.-T.	TÄCKHOLM 1914
<i>Circaea lutetiana</i>	Oen.-T.	WERNER 1915, MODILEWSKI 1909 a
<i>Trapa natans</i>	N.-T.	ISHIKAWA 1918 ²⁾
Halorrhagidaceae.		
<i>Laurembergia javanica</i>	N.-T.	BLEY 1925
Gunneraceae.		
<i>Gunnera chilensis</i>	Pep.-T.	J. MODILEWSKI 1908 b
" <i>macrophylla</i>	Pep.-T.	ERNST 1908, SAMUELS 1908
Hippuridaceae.		
<i>Hippuris vulgaris</i>	N.-T.	JUEL 1911
Malvaceae.		
<i>Malope trifida</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Lavatera trimestris</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>thuringiaca</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>arborea</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Althaea sulphurea</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>officinalis</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Malva moschata</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>mauritiana</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>oxyloba</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>pusilla</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>parviflora</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>palmata</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>silvestris</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>heterophylla</i>	N.-T.	" 1925 b
" <i>limensis</i>	N.-T.	" 1925 b

¹⁾ Für diese Art gab GUIGNARD (1882) N.-T. an. Vgl. auch MODILEWSKI (1909 a, S. 288). LIDFORSS (1897) gibt an, daß sich *Oen. biennis* „anscheinend“ wie *Oe. tetraptera* nach GUIGNARD (1882) verhalte.

²⁾ GIBELLI und FERRERO (1891) gaben Lil.-T. an.

<i>Malva aleca</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
" <i>crispa</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>capensis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Sidalcea neomexicana</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
" <i>candida</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Malvastrum peruvianum</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Modiolastrum malvifolium</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Anoda hastata</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Hibiscus trionum</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
Tiliaceae.		
<i>Entelea palmata</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Corchorus trilocularis</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Sparmannia africana</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Tilia cordata</i>	N.-T.	" 1925 b
Sterculiaceae.		
<i>Theobroma Cacao</i>	N.-T.	KUIJPER 1914, CHEESMAN 1927
Linaceae.		
<i>Linum perenne v. austriacum</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
" <i>flavum</i>	N.-T.	" 1924 b
" <i>usitatissimum</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/81
Oxalidaceae.		
<i>Oxalis acetosella</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
" <i>stricta</i>	N.-T.	" 1924 b
" <i>lasiantha</i>	N.-T.	" 1924 b
" <i>corniculata</i>	N.-T.	HAMMOND 1908
Geraniaceae.		
<i>Geranium Robertianum</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
" <i>pyrenaicum</i>	N.-T.	" 1924 b
<i>Pelargonium zonale</i>	N.-T.	" 1924 b
Limnanthaceae.		
<i>Limnantes Douglasii</i>	Lil.-T.	STENAR 1925 a
Tropaeolaceae.		
<i>Tropaeolum majus</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
" <i>minus</i>	N.-T.	" 1924 b
Erythroxylaceae.		
<i>Erythroxylon novogranatense</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
Malpighiaceae.		
<i>Malpighia coccinea</i>	Pep.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
" <i>urens</i>	Pep.-T.	" 1924 b
<i>Brunchesia nitida</i>	Pep.-T.	" 1924 b ¹⁾
Cneoraceae.		
<i>Cneorum tricoccum</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b
Rutaceae.		
<i>Ruta graveolens</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924 b, GUIGNARD 1882 a
<i>Dictamnus albus</i>	N.-T.	" 1924 b
<i>Agathosma lanceolata</i>	N.-T.	" 1924 b
<i>Ptelea trifoliata</i>	N.-T.	" 1924 b
<i>Citrus aurantium</i>	N.-T.	OSAWA 1912 ²⁾
" <i>nobilis</i>	N.-T.	" 1912
" <i>trifoliata</i>	N.-T.	" 1912
" <i>Bigaradia</i>	N.-T.	" 1912
Simarubaceae.		
<i>Ailanthus glandulosa</i>	wahrsch. N.-T.	SCHÜRHOFF 1924
Polygalaceae.		
<i>Epirrhizanthus elongata</i>	N.-T.	WIRZ 1910, REISER 1910, SHADOWSKY 1912
" <i>cylindrica</i>	N.-T.	WIRZ 1910, SHADOWSKY 1912

¹⁾ SCHÜRHOFF vermutet, daß auch bei *Ascicarpa*-Arten, die RITZEROW (1907) untersucht hat, Pep.-T. auftritt.

²⁾ JÖNSSON (1879/80) gibt für eine sp. normale Tétradenteilung an.

<i>Polygala myrtiflora</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a
" <i>vulgaris</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1924b
Anacardiaceae.		
<i>Rhus toxicodendron</i>	N.-T.	GRIMM 1912
Aceraceae.		
<i>Acer rubrum</i>	N.-T.	MOTTIER 1893, TAYLOR 1920
Hippocastanaceae.		
<i>Aesculus hippocastanum</i>	N.-T.?	JÖNSSON 1879/80
Balsaminaceae.		
<i>Impatiens fulva</i>	N.-T.	CARROLL 1919
" <i>Sultani</i>	Scilla-T.	OTTLEY 1918
" <i>Balsamina</i>	N.-T.	LONGO 1907b, 1910a
Aquifoliaceae.		
<i>Ilex aquifolium</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1921a
Celastraceae.		
<i>Evonymus latifolius</i>	? Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80
Staphyleaceae.		
<i>Staphylea trifoliata</i>	N.-T.	RIDDLE 1905a
" <i>pinnata</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
Stackhousiaceae.		
<i>Stackhousia monogyna</i>	N.-T.	BILLINGS 1901
Coriariaceae.		
<i>Coriaria myrtiflora</i>	N.-T.	GRIMM 1912
" <i>torminalis</i>	N.-T.	" 1912
Rhamnaceae.		
<i>Zizyphus sativa</i>	Scilla-T.	CHIARUGI 1927a
Vitaceae.		
<i>Vitis vinifera</i>	N.-T.	BERLESE 1892, BARANOV 1927
Cornaceae.		
<i>Cornus suecica</i>	N.-T.	HÄKANSSON 1923
" <i>florida</i>	N.-T. ¹⁾	MORSE 1907
<i>Benthamia fragifera</i>	N.-T.	JÖNSSON 1881
<i>Aucuba japonica</i>	N.-T.	PALM u. RUTGERS 1917
Araliaceae.		
<i>Fatsia japonica</i>	N.-T.	DUCAMP 1901b, 1902
<i>Hedera helix</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, DUCAMP 1901a, 1902
<i>Nothopanax arboreum</i>	N.-T.?	PIGOTT 1915
<i>Acanthopanax sessiliflorum</i>	N.-T.?	DUCAMP 1902
<i>Aralia racemosa</i>	N.-T.	" 1901b, 1902
" <i>spinosa</i>	N.-T.	" 1901b, 1902 ²⁾
Umbelliferae.		
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	N.-T.	HÄKANSSON 1923
" <i>umbellata</i>	N.-T.	" 1923
<i>Didiscus pilosus</i>	N.-T.	" 1923
" <i>coeruleus</i>	N.-T.	" 1923
<i>Drusa oppositifolia</i>	Pep.-T. ³⁾	" 1923
<i>Astrantia maior</i>	N.-T.	" 1923
" <i>helleborifolia</i>	N.-T.	" 1923
<i>Eryngium yuccifolium</i>	N.-T.	JURICA 1922
" <i>planum</i>	N.-T.	HÄKANSSON 1923
<i>Chaerophyllum aureum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Anthriscus silvestris</i>	N.-T.	" 1923
<i>Physocaulis nodosus</i>	N.-T.	" 1923
<i>Myrrhis odorata</i>	N.-T.	" 1923

¹⁾ Bei *C. florida* nach MORSE und bei *C. mas* nach HÄKANSSON (1923) werden zwischen den vier Makrosporenkernen keine Wände angelegt; drei Kerne degenerieren, der vierte liefert den Embryosack.

²⁾ Bei *A. cachemirica* beobachtete DUCAMP (1901b, 1902) vereinzelt eine Tetrade mit vier nicht durch Wände getrennten Kernen.

³⁾ Der fertige Embryosack enthielt 12—16 Kerne.

<i>Scandix macrorrhyncha</i>	N.-T.	HÅKANSSON 1923
<i>Molopospermum cicutarium</i>	N.-T.	" 1923
<i>Torilis nodosa</i>	N.-T.	" 1923
<i>Coriandrum sativum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Bifora testiculata</i>	N.-T.	" 1923
<i>Smyrniolum perfoliatum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Physospermum aquilegifolium</i>	N.-T.	" 1923
<i>Conium maculatum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Bupleurum aureum</i>	Scilla-T.	" 1923
" <i>junceum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Petroselinum sativum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Cicuta virosa</i>	N.-T.	" 1923
<i>Ammi majus</i>	N.-T.	" 1923
<i>Carum carvi</i>	N.-T.	" 1923
<i>Sium cicutifolium</i>	N.-T.	JURICA 1922 ¹⁾
" <i>latifolium</i>	N.-T.	HÅKANSSON 1923
" <i>Sisarum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Aegopodium podagraria</i>	N.-T.	" 1923
<i>Pimpinella saxifraga</i>	N.-T.	" 1923
<i>Anethum graveolens</i>	N.-T.	" 1923
<i>Foeniculum vulgare</i>	N.-T.	" 1923
<i>Aethusa cynapium</i>	N.-T.	" 1923
<i>Seseli montana</i>	N.-T.	" 1923
" <i>gracile</i>	? N.-T.	" 1923
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	N.-T.	" 1923
<i>Portenschlagia ramosissima</i>	N.-T.	" 1923
<i>Silaus tenuifolius</i>	N.-T.	" 1923
<i>Meum athamanticum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Angelica silvestris</i>	N.-T.	" 1923
" <i>lucida</i>	N.-T.	" 1923
<i>Levisticum officinale</i>	N.-T.	" 1923
<i>Capnophyllum dichotomum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Lophosciadium meifolium</i>	N.-T.	" 1923
<i>Ferula foetida</i>	N.-T.	" 1923
<i>Opoponax Chironium</i>	N.-T.	" 1923
<i>Peucedanum palustre</i>	N.-T.	" 1923
<i>Pastinaca sativa</i>	N.-T.	" 1923, BEGHTEL 1925
<i>Heracleum sibiricum</i>	N.-T.	" 1923
" <i>Sphondylium</i>	N.-T.	" 1923
" <i>villosum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Siler trilobum</i>	N.-T.	" 1923
<i>Elaeocelinum Asclepium</i>	N.-T.	" 1923
<i>Laserpitium gallicum</i>	N.-T.	" 1923
" <i>siler</i>	N.-T.	" 1923
<i>Daucus carota</i>	N.-T.	" 1923
Plumbaginaceae.		
<i>Plumbago capensis</i>	Plumb.-T.	DAHLGREN 1916
" <i>pulchella</i>	Plumb.-T.	" 1916
" <i>zeylanica</i>	Plumb.-T.	" 1916
<i>Plumbagella micrantha</i>	Plumb.-T.	" 1916, 1915 a
<i>Ceratostigma plumbaginoides</i>	Plumb.-T.	" 1916
<i>Armeria alpina</i>	Lil.-T.	" 1916
" <i>plantaginea</i>	Lil.-T.	" 1916
" <i>vulgaris</i>	Lil.-T.	" 1916
<i>Statice bahusensis</i>	Lil.-T.	" 1916
" <i>Gmelini</i>	Lil.-T.	" 1916
" <i>macroptera</i>	Lil.-T.	" 1916
" <i>sinuata</i>	Lil.-T.	" 1916
Primulaceae.		
<i>Primula officinalis</i>	N.-T.	PAX 1882, DAHLGREN 1916
" <i>elatior</i>	N.-T.	" 1902

¹⁾ Vgl. COULTER und CHAMBERLAIN 1903, S. 79.

<i>Primula denticulata</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
" <i>acaulis</i>	N.-T.	VESQUE 1879
" <i>sinensis</i>	N.-T.	" 1879, DECROCK 1901
" <i>japonica</i>	N.-T.	" 1879
<i>Androsace septentrionalis</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
<i>Cortusa Matthioli</i>	N.-T.	" 1916
<i>Dodecathion meadia</i>	N.-T.	" 1916
<i>Hottonia palustris</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, BROKSCHMIDT 1904
<i>Lysimachia thyrsiflora</i>	N.-T.	DAHLGREN 1916
<i>Glaux maritima</i>	N.-T.	" 1916
<i>Anagallis arvensis</i>	N.-T.	" 1916
Theophrastaceae.		
<i>Clavija longifolia</i>	wahrsch. N.-T.	DAHLGREN 1916
Myrsinaceae.		
<i>Ardisia crispa</i>	N.-T.	JÄNSCH 1905
<i>Aegiceras majus</i>	N.-T.	KARSTEN 1891
Clethraceae.		
<i>Clethra alnifolia</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
Pirolaceae.		
<i>Pirola chlorantha</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
" <i>media</i>	N.-T.	" 1913
" <i>minor</i>	N.-T.	" 1913
" <i>rotundifolia</i>	N.-T.	" 1913
" <i>secunda</i>	N.-T.	" 1913
" <i>uniflora</i>	N.-T.	" 1913
<i>Monotropa hypopitys</i>	N.-T.	STRASBURGER 1878, KOCH 1882
<i>Sarcodes sanguinea</i>	wahrsch. N.-T.	OLIVER 1891
Ericaceae.		
<i>Ledum palustre</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
<i>Rhododendron sinense</i>	N.-T.	" 1913
" <i>rhodora</i>	N.-T.	" 1913
<i>Kalmia glauca</i>	N.-T.	" 1913
<i>Phyllodoce coerulea</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Andromeda polifolia</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
<i>Pernettya mucronata</i>	N.-T.	" 1913
<i>Arbutus hybrida</i>	N.-T.	" 1913
<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	N.-T.	" 1913
" <i>alpina</i>	N.-T.	" 1913
<i>Vaccinium myrtillus</i>	N.-T.	" 1913
" <i>uliginosum</i>	N.-T.	" 1913
" <i>microcarpum</i>	N.-T.	" 1913
<i>Calluna vulgaris</i>	N.-T.	" 1913
Empetraceae.		
<i>Empetrum nigrum</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
Epacridaceae.		
<i>Epacris impressa</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
<i>Styphelia longifolia</i>	N.-T. ¹⁾	BROUGH 1923, 1924
Diapensiaceae.		
<i>Diapensia lapponica</i>	N.-T.	SAMUELSSON 1913
Ebenaceae.		
<i>Diospyros virginiana</i>	N.-T.	HAGUE 1911
" <i>Kaki</i>	N.-T.	YASUI 1915
Symplocaceae.		
<i>Symplocos Klotzschii</i>	N.-T.	CHIRTOIU 1918
Convolvulaceae.		
<i>Convolvulus arvensis</i>	N.-T.	K. PETERS 1908
" <i>sepium</i>	? N.-T.	MACPHERSON 1921

¹⁾ Modifiziert: zwischen den vier Tetradenkernen keine Wände, der oberste liefert die Kerne des Embryosackes.

Cuscutaceae.		
<i>Cuscuta Gronovii</i>	? N.-T.	MACPHERSON 1921
" <i>epithymum</i>	N.-T.	K. PETERS 1908
Polemoniaceae.		
<i>Gilia millefoliata</i>	N.-T.	SCHNARF 1921a
<i>Polemonium coeruleum</i>	Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80
Hydrophyllaceae.		
<i>Nemophila nemorosa</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>aurita</i>	N.-T.	SVENSSON 1925
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	N.-T.	" 1925
<i>Hydrolea spinosa</i>	N.-T.	" 1925
Boraginaceae.		
<i>Cynoglossum officinale</i>	N.-T.	SVENSSON 1925
<i>Lappula echinata</i>	N.-T.	" 1925
<i>Asperugo procumbens</i>	N.-T.	" 1925
<i>Symphytum officinale</i>	N.-T.	" 1925
<i>Borago officinalis</i>	N.-T.	" 1925, GUIGNARD 1882a
<i>Anchusa officinalis</i>	Scilla-T.	" 1925
<i>Lycopsis arvensis</i>	Scilla-T.	" 1925
<i>Nonnea lutea</i>	N.-T.	" 1925
<i>Pulmonaria officinalis</i>	N.-T.	" 1925
<i>Myosotis arvensis</i>	N.-T.	" 1925
<i>Lithospermum officinale</i>	N.-T.	" 1925
<i>Cerinthe major</i>	N.-T.	" 1925
<i>Cordia</i> sp.	wahrsch. N.-T.	" 1925
<i>Heliotropium europaeum</i>	N.-T.	" 1925
Solanaceae.		
<i>Saracha Jaltomata</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Solanum tuberosum</i>	? Lil.-T.	YOUNG 1923
" <i>muricatum</i>	verm. Lil.-T.	NANETTI 1912
<i>Cestrum splendens</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a
<i>Nicotiana tabacum</i>	N.-T.	" 1882a
" <i>"Deli Tabak"</i>	N.-T.	PALM 1922 c
<i>Atropa belladonna</i>	N.-T.	SOUÈGES 1907
<i>Hyoscyamus niger</i>	N.-T.	SVENSSON 1926
Scrophulariaceae.		
<i>Verbascum montanum</i>	N.-T.	SCHMID 1906
" <i>nigrum</i>	N.-T.	" 1906
<i>Celsia cretica</i> und andere Arten	N.-T.	HÅKANSSON 1926
<i>Linaria vulgaris</i>	N.-T.	SCHMID 1906, COOK 1924
" <i>alpina</i>	N.-T.	" 1906
<i>Antirrhinum majus</i>	N.-T.	" 1906
<i>Lophospermum coeruleum</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a
<i>Scrophularia nodosa</i>	N.-T.	SCHMID 1906
" <i>Marylandica</i>	N.-T.	SCHERTZ 1919
<i>Pentstemon secundiflorus</i>	N.-T.	EVANS 1919
<i>Hebenstreitia dentata</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Veronica gentianoides</i>	N.-T.	" 1879/80
" <i>chamaedrys</i>	N.-T.	SCHMID 1906
" <i>hederaefolia</i>	N.-T. ¹⁾	" 1906, BUSCALIONI 1893 b
" <i>longifolia</i>	N.-T.	F. NOLL 1883
<i>Digitalis purpurea</i>	N.-T.	SCHMID 1906
<i>Striga lutea</i>	N.-T.	MICHELL 1915
<i>Melampyrum pratense</i>	N.-T.	SCHMID 1906
" <i>silvaticum</i>	N.-T.	" 1906
<i>Euphrasia Rostkoviana</i>	N.-T.	" 1906, WURDINGER 1910
<i>Odontites</i> sp.	N.-T.	" 1906
<i>Pedicularis Oederi</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>caespitosa</i>	N. T.	SCHMID 1906

¹⁾ LE MONNIER (1897) gab für *V. hederaefolia* und *agrestis, persica, triphyllus, arvensis* Lil.-T. an.

<i>Pedicularis foliosa</i>	N.-T.	SCHMID 1906
" <i>palustris</i>	N.-T.	" 1906
" <i>verticillata</i>	N.-T.	" 1906
" <i>recutita</i>	N.-T.	" 1906
" <i>tuberosa</i>	N.-T.	" 1906
" <i>sceptrum Carolinum</i>	N.-T.	" 1906
<i>Alectorolophus hirsutus</i>	N.-T.	" 1906
<i>Lathraea squamaria</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, SCHMID 1906
Lentibulariaceae.		
<i>Utricularia vulgaris americana</i>	N.-T.	WYLIE a. YOCOM 1923
<i>Polypompholyx tenella</i>	N.-T.	LANG 1901
<i>Byblis gigantea</i>	N.-T.	" 1901
<i>Genlisea ornata</i>	wahrsch. N.-T.	MERL 1915
Orobanchaceae.		
<i>Orobanche</i> sp.	N.-T.	BERNARD 1903
<i>Phelipaea coerulea</i>	wahrsch. N.-T.	" 1903
<i>Christisonia neilgherica</i>	N.-T.	WORSDELL 1897
Gesneriaceae¹⁾.		
<i>Ramondia serbica</i>	N.-T.	GLIŠIĆ 1924
" <i>Nathaliae</i>	N.-T.	" 1924
<i>Klugia zeylanica</i>	N.-T.	SCHNARF 1921 b
<i>Rhytidophyllum crenulatum</i>	Lil.-T.	COOK 1907
	(od. Scilla-T.)	
<i>Corytoloma cyclophyllum</i>	N.-T.	V. LAURENT 1923
Bignoniaceae.		
<i>Bignonia capensis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>venusta</i>	N.-T.	DUGGAR 1899
Pedaliaceae.		
<i>Trapella sinensis</i>	N.-T.	OLIVER 1888
Martyniaceae.		
<i>Martynia louisiana</i>	N.-T.	ANDERSON 1922
Acanthaceae.		
<i>Acanthus ilicifolius</i>	viell. Lil.-T.	KARSTEN 1891
Verbenaceae.		
<i>Verbena Aubrietiae</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>officinalis</i>	N.-T.	SCHNARF 1925
<i>Avicennia officinalis</i>	Scilla-T.	TREUB 1883 b, S. 80
Labiatae.		
<i>Salvia pratensis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a, JÖNSSON 1879/80, STRASBURGER 1879, VESQUE 1878
<i>Lamium maculatum</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879
<i>Galeopsis pubescens</i>	N.-T.	SCHNARF 1917 a
" <i>speciosa</i>	N.-T.	" 1917 a
" <i>tetrahit</i>	N.-T.	" 1917 a
" <i>Brunella vulgaris</i>	N.-T.	" 1917 a
<i>Mentha spicata</i> v. <i>lampreilema</i>	N.-T.	SCHÜRHOFF 1927
<i>Satureja vulgaris</i>	N.-T.	SCHNARF 1917 a
<i>Ballota nigra</i>	N.-T.	" 1917 a
Globulariaceae.		
<i>Globularia tricosantha</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
Plantaginaceae.		
<i>Plantago major</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, EKSTRAND 1918 ²⁾
" <i>f. phyllostachya</i>	N.-T.	SHADOWSKY 1924
" <i>media</i>	N.-T.	SCHNARF 1917 b

¹⁾ Das Vorkommen eines vierkernigen Embryosackes bei *Monophyllaea Horsfieldii* (OEHLKERS 1923) ist wohl zweifelhaft.

²⁾ EKSTRAND (1918) fand häufig abnorme und 16-kernige Embryosäcke.

Loganiaceae.		
<i>Spigelia splendens</i>	N.-T.	DAHLGREN 1923
" <i>cf. asperifolia</i>	N.-T.	" 1923
<i>Goniostema Lacistemon</i> β <i>mollucanum</i>	? N.-T.	" 1923
Buddleiaceae.		
<i>Buddleia variabilis</i>	N.-T.	DOP 1913 a
" <i>curvifolia</i>	N.-T.	" 1913 a
Gentianaceae.		
<i>Erythraea Centaurium</i>	N.-T.	STOLT 1921
<i>Gentiana cruciata</i>	N.-T.	" 1921
" <i>campestris</i>	N.-T.	" 1921
" <i>acaulis</i>	N.-T.	" 1921
" <i>verna</i>	N.-T.	" 1921
" <i>prostrata</i>	N.-T.	" 1927
<i>Sweetia longifolia</i>	N.-T.	" 1921
<i>Voyria trinitatis</i>	N.-T.	JOHOW 1885
" <i>coerulea</i>	N.-T.	OEHLE 1927
<i>Voyriella parviflora</i>	N.-T.	" 1927
<i>Leiphaimos</i> sp.	N.-T.	" 1927
Menyanthaceae.		
<i>Menyanthes trifoliata</i>	N.-T.	STOLT 1921
<i>Villarsia reniformis</i>	N.-T.	" 1921
<i>Limnanthemum nymphaeoides</i>	N.-T.	" 1921
Apocynaceae.		
<i>Vinca minor</i>	N.-T.	GUIGNARD 1917
<i>Amsonia Tabernaemontana</i>	N.-T.	" 1917
<i>Apocynum androsaemifolium</i>	N.-T.	FRYE u. BLODGETT 1905
" <i>cannabinum</i>	N.-T.	GUIGNARD 1917
<i>Parsonia Rhedii</i>	N.-T.	" 1917
Asclepiadaceae.		
<i>Vincetoxicum officinale</i>	N.-T. ¹⁾	GUIGNARD 1917 a, b, 1922
" <i>nigrum</i>	N.-T.	" 1917 a, b
<i>Cynanchum acutum</i>	N.-T.	FRANCINI 1927 a
<i>Asclepias Cornuti</i>	N.-T.	FRYE 1904
" <i>Sullivantii</i>	N.-T.	" 1904
" <i>tuberosa</i>	N.-T.	" 1904
" <i>curassavica</i>	N.-T.	GUIGNARD 1917
" <i>Douglasi</i>	N.-T.	DOP 1903 b
" <i>mexicana</i>	N.-T.	" 1903 b
<i>Gomphocarpus textilis</i>	N.-T.	" 1903 b
<i>Ceropegia elegans</i>	N.-T.	" 1903 b
<i>Araujia albans</i>	N.-T.	" 1903 b
<i>Oxyptalum coeruleum</i>	N.-T.	" 1903 b
<i>Marsdenia erecta</i>	N.-T.	GUIGNARD 1917, DOP 1903 b
<i>Stapelia variegata</i>	N.-T.	" 1917, " 1903 b,
		FRANCINI 1927 b
" <i>asterias</i>	N.-T.	" 1927 b
" <i>planiflora</i>	N.-T.	" 1927 b
" <i>mutabilis</i>	N.-T.	" 1927 b
Oleaceae.		
<i>Jasminum grandiflorum</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
Caprifoliaceae.		
<i>Lonicera Ledebouria</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
" <i>Standishii</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>Caprifolium</i>	N.-T.	VESQUE 1878

¹⁾ SEEFELDNER (1912) Angaben lassen *Scilla*-T. annehmen; die Angaben bei DOP (1903) über *Oxyptalum coeruleum* bleiben als unklar unberücksichtigt, ebenso andere Angaben des Autors (1902 b).

<i>Sambucus racemosa</i>	Lil.-T. ¹⁾	LAGERBERG 1909
<i>Linnaea borealis</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, GIGER 1913 ²⁾
Adoxaceae.		
<i>Adoxa moschatellina</i>	Lil.-T.	JÖNSSON 1879/80, LAGERBERG 1909
Rubiaceae.		
<i>Houstonia longifolia</i>	N.-T.	LLOYD 1902
<i>coerulea</i>	N.-T.	" 1902
<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>	Scilla.-T. ³⁾	KARSTEN 1891
<i>Coffea arabica</i>	N.-T.	FABER 1912
<i>liberica</i>	N.-T.	" 1912
<i>Exora barbata</i>	N.-T.	JÖNSSON 1881
<i>Putoria calabrica</i>	N.-T.	PIERPAOLI 1917
<i>Richardsonia pilosa</i>	N.-T.	LLOYD 1902
<i>Diodia teres</i>	N.-T.	" 1904, 1905
<i>Sherardia arvensis</i>	N.-T.	" 1902
<i>Crucianella gilanica</i>	N.-T.	" 1902
<i>macrostachya</i>	N.-T.	" 1902
<i>herbacea</i>	N.-T.	" 1902
<i>Asperula azurea</i>	N.-T.	" 1902
<i>galioides</i>	N.-T.	" 1902
<i>montana</i>	N.-T.	" 1902
<i>setosa</i>	N.-T.	" 1902
<i>tinctoria</i>	N.-T.	" 1902
<i>Galium verum</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, LLOYD 1902
<i>aparine</i>	N.-T.	LLOYD 1902
<i>recurvum</i>	N.-T.	" 1902
<i>pilosum</i>	N.-T.	" 1902
<i>mollugo</i>	N.-T.	" 1902
<i>triflorum</i>	N.-T.	" 1902
<i>tinctorum</i>	N.-T.	" 1902
<i>Parisiense</i>	N.-T.	" 1902
<i>Vaillantia hispida</i>	N.-T.	" 1902
<i>Rubia tinctorum</i>	N.-T.	" 1902
<i>Callipeltis cucullaria</i>	N.-T.	" 1902
Valerianaceae.		
<i>Patrinia rupestris</i>	N.-T. ⁴⁾	ASPLUND 1920
<i>Valerianella olitoria</i>	N.-T.	" 1920
<i>Valeriana officinalis</i>	N.-T.	" 1920, JÖNSSON 1879/80
<i>Fedia cornucopiae</i>	N.-T.	" 1920
<i>Centranthus macrosiphon</i>	N.-T.	" 1920
Dipsacaceae.		
<i>Knautia arvensis</i>	N.-T.	LAVIALLE 1925a, b, c
Calyceraceae.		
<i>Acicarpa tribuloides</i>	N.-T.	DAHLGREN 1915
Cucurbitaceae.		
<i>Fevillea cordifolia</i>	N.-T.	KIRKWOOD 1905
<i>Thladiantha dubia</i>	N.-T.	KRATZER 1918
<i>Melothria pendula</i>	? N.-T.	KIRKWOOD 1905
<i>Luffa acutangula</i>	N.-T.	" 1905
<i>Petola</i>	N.-T.	MELLINK 1880
<i>Momordica charantia</i>	N.-T.	KIRKWOOD 1905, KRATZER 1918
<i>Bryonia alba</i>	N.-T.	KRATZER 1918
<i>Ecballium elaterium</i>	N.-T.	" 1918

¹⁾ JÖNSSON 1879/80 gibt N.-T. an.

²⁾ FAMILLER (1896) fand, daß die Makrosporenkernteilungen in den verkümmerten Samenanlagen von *Viburnum Lantana* bis zu 16 Kernen statt der normalen acht im Embryosack ausbilden. Vgl. die ähnlichen Verhältnisse bei Valerianaceae (ASPLUND).

³⁾ Wahrscheinlich: „die Embryosackmutterzelle hat eine Schwesterzelle abgegeben (die obere). Weitere Teilungen konnte ich nicht finden“.

⁴⁾ ASPLUND gibt für die ganze Familie N.-T. an, ohne daß es jedoch genau ersichtlich ist, bei welchen Arten er die maßgebenden Stadien gesehen hat.

<i>Citrullus citrullus</i>	N.-T.	KIRKWOOD 1905
<i>Bryonopsis laciniata</i>	N.-T.	" 1905
<i>Benincasa hispida</i>	N.-T.	" 1905
" <i>cerifera</i>	N.-T.	KRATZER 1918
<i>Lagenaria lagenaria</i>	N.-T.	KIRKWOOD 1905
" <i>sp.</i>	N.-T.	KRATZER 1918
<i>Trichosanthes anguina</i>	N.-T.	KIRKWOOD 1905, KRATZER 1918
<i>Cucurbita pepo</i>	N.-T.	" 1905, " 1918
<i>Sicyos angulata</i>	N.-T.	" 1905, " 1918
<i>Micrampelis lobata</i>	N.-T.	" 1905, " 1918
<i>Cyclanthera explodens</i>	N.-T.	" 1905, " 1918
<i>Echinocystis lobata</i>	N.-T.	KRATZER 1918
Campanulaceae.		
<i>Campanula rotundifolia</i>	N.-T.	JÖNSSON 1881, d'HUBERT 1896
" <i>rhomboidalis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>medium</i>	N.-T.	VESQUE 1878
Lobeliaceae.		
<i>Lobelia syphilitica</i>	N.-T.	MARSHALL-WARD 1880 b, JÖNSSON 1879/80
" <i>erinus</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a, JÖNSSON 1879/80, ARMAND 1912
" <i>urens</i>	N.-T.	ARMAND 1912
" <i>laxiflora</i>	N.-T.	VESQUE 1878
" <i>Dortmanna</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, ARMAND 1912
Compositae.		
<i>Vernonia chinensis</i>	N.-T.	PALM 1925
" <i>Cineraria</i>	N.-T.	" 1925
<i>Ageratum mexicanum</i>	N.-T.	DAHLGREN 1920
<i>Eupatorium cannabinum</i>	N.-T.	HOLMGREN 1919
" <i>purpureum</i>	wahrsch. N.-T.	" 1919
" <i>ianthinum</i>	N.-T.	" 1919
" <i>ageratioides</i>	N.-T.	" 1919
" <i>Purpusi</i>	N.-T.	" 1919
" <i>Weismannianum</i>	N.-T.	" 1919
<i>Grindelia squarrosa</i>	N.-T.	NORRIS 1902, HOWE 1922, 1926
<i>Solidago serotina</i>	N.-T.	CARANO 1918, 1921, PALM 1914
" <i>Canadensis</i>	N.-T.	" 1918, 1921
" <i>Riddellii</i>	N.-T.	" 1918, 1921
" <i>sp.</i>	N.-T.	MARTIN 1892
<i>Bellis perennis</i>	N.-T.	PALM 1914, 1915
<i>Aster Pattersonii</i>	N.-T.	PALM 1914 a
" <i>Novae Angliae</i>	N.-T.	OPERMANN 1904, PALM 1914, CARANO 1918
" <i>sp.</i>	N.-T.	MARTIN 1892
" <i>undulatus</i>	N.-T.	OPERMANN 1904
" <i>multiflorus</i>	N.-T.	" 1904
" <i>Novi Belgii</i>	N.-T.	" 1904, PALM 1914 a
<i>Bellidiastrum Michellii</i>	N.-T.	CHIARUGI 1927 b
<i>Erigeron politus</i>	Pep.-T.	HOLMGREN 1919
" <i>glabellus</i>	Scilla-T.	CARANO 1921
" <i>eriocephalus</i>	(selten N.-T.) Pep.-T.	HOLMGREN 1919
" <i>macranthus</i>	viell. Scilla-T.	" 1919
" <i>Coulteri</i>	Scilla-T.	" 1919
" <i>bonariensis</i>	N.-T.	" 1919
" <i>aurantiacus</i>	N.-T.	DAHLGREN 1920
" <i>Karwinskianus</i> var. <i>mucronatus</i> ¹⁾	N.-T., Scilla- od. Lil.-T.	CARANO 1919 b, 1921

¹⁾ Diese Form ist partiell-parthenogenetisch. Bezüglich der haploiden Embryosäcke ist zu bemerken, daß die Tetradenbildung nie von einer Wandbildung begleitet ist, und von den vier Tetradenkernen werden einer oder zwei oder alle vier zur Ausbildung des Embryosackes verwendet, der sich dem 32-kernigen bisweilen nähert. Es wurden bis etwa 20 Kerne in einem Embryosacke beobachtet.

<i>Erigeron linifolius</i>	N.-T.	TAHARA 1921
" <i>dubius</i>	Pep.-T.	" 1921
" <i>philadelphicus</i>	N.-T.	MCDONALD 1927
" <i>alpinus</i>	Pep.- od.	CHIARUGI 1927 b
	Scilla-T.	
" <i>unalaschkensis</i>	Scilla-T.	HOLMGREN 1919
<i>Vittadinia triloba</i>	Scilla-T. ¹⁾	PALM 1922
<i>Conyza ambigua</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Gnaphalium supinum</i>	N.-T.	SCHILLER 1907
" <i>silvaticum</i>	N.-T.	" 1907
" <i>uliginosum</i>	N.-T.	" 1907
<i>Cosmos bipinnatus</i>	N.-T.	TACKHOLM 1916
<i>Adenocaulon bicolor</i>	N.-T.	AYRES 1915
<i>Antennaria dioica</i>	N.-T.	JUEL 1900
<i>Silphium perfoliatum</i>	N.-T.	MERRELL 1900
" <i>integrifolium</i>	N.-T.	" 1900
" <i>terebinthaceum</i>	N.-T.	" 1900
" <i>laciniatum</i>	N.-T.	LAND 1900
" <i>trifoliatum</i>	N.-T.	MERRELL 1900
<i>Parthenium argentatum</i>	N.-T.	KIRKWOOD 1910
" <i>incanum</i>	? N.-T.	" 1910
" <i>hysterophorus</i>	? N.-T.	" 1910
<i>Heliospis laevis</i>	wahrsch. N.-T.	HEGELMAIER 1889
<i>Helianthus annuus</i>	N.-T.	" 1889
<i>Dahlia cornuta</i>	N.-T.	PALM 1914 a
<i>Cosmidium Burridgeanum</i>	N.-T.	TACKHOLM 1916
<i>Bidens tripartitus</i>	N.-T.	DAHLGREN 1920
<i>Galinsoga parviflora</i>	N.-T.	" 1920
<i>Tagetes signatus</i>	N.-T.	" 1920
<i>Anthemis tinctoria</i>	N.-T. ²⁾	HOLMGREN 1915
" <i>alpina</i>	N.-T.	CHIARUGI 1927 b
<i>Achillea clavinae</i>	N.-T.	" 1927 b
<i>Matricaria chamomilla</i>	N.-T.	PALM 1914 a
<i>Tanacetum vulgare</i>	Scilla-T. ³⁾	" 1914 a, 1915
<i>Pyrethrum balsaminatum</i>	Lil.-T.	MARSHALL-WARD 1880 b
" <i>parthenium</i> var.	Pep.-T.	PALM 1915
" <i>aureum</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80, PALM 1914 a
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	N.-T.	CHIARUGI 1927 b
<i>Cotula turbinata</i>	N.-T.	DAHLGREN 1920
<i>Tussilago farfara</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a, SCHÜRHOFF 1920 a, LANGLET 1925
<i>Petasites niveus</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Culecitium reflexum</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
<i>Doronicum caucasicum</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Crassocephalum rubens</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
" <i>crepidioides</i>	N.-T.	" 1924
<i>Cineraria lobata</i>	N.-T.	" 1924
<i>Senecio vulgaris</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a, STRASBURGER 1879 a, CARANO 1915, 1921, MELLINK 1880, DAHLGREN 1920, AFZELIUS 1924, SMALL 1919, VESQUE 1878
" <i>discifolius</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
" <i>nebrodensis</i>	N.-T.	" 1924
" <i>crassifolius</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>abrotanifolius</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
" <i>Jacobaea</i>	N.-T.	" 1924
" <i>erucifolius</i>	N.-T.	" 1924
" <i>Cineraria</i>	N.-T.	" 1924
" <i>Fuchsii</i>	N.-T.	" 1924

¹⁾ Auch nach der heterotypischen Teilung unterbleibt die Wandbildung.

²⁾ Zwischen den vier Makrosporenkernen keine Wandbildung.

³⁾ Vgl. S. 195.

<i>Scenecio fluviatilis</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
" <i>subulpinus</i>	N.-T.	" 1924
" <i>Heritieri</i>	N.-T.	" 1924
<i>Adenostyles albifrons</i>	N.-T.	LANGLET 1925
<i>Emilia sagittata</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
" <i>amplexicaulis</i>	N.-T.	PALM 1915
<i>Ligularia tangutica</i>	N.-T.	AFZELIUS 1924
<i>Calendula</i> sp.	N.-T.	GUIGNARD 1882a
<i>Cirsium arvense</i>	N.-T.	PALM 1914a
<i>Centaurea cirrhata</i>	N.-T.	LAVIALLE 1911
<i>Melitella pusilla</i>	N.-T.	CHIARUGI 1927 b
<i>Tragopogon pratensis</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a
<i>Taraxacum platycarpum</i>	N.-T.	OSAWA 1913
<i>Sonchus oleraceus</i>	N.-T.	LAVIALLE 1911
" <i>arvensis</i>	N.-T.	DAHLGREN 1920
<i>Lactuca muralis</i>	N.-T.	" 1920
" <i>Scariola</i>	N.-T.	" 1920
<i>Crepis blattarioides</i>	N.-T.	" 1920
<i>Hieracium auricula</i>	N.-T.	ROSENBERG 1908
" <i>pilosella</i> f.	N.-T.	" 1908
" <i>umbellatum</i>	N.-T.	JUEL 1906 ¹⁾
Alismataceae.		
<i>Alisma plantago</i>	N.-T.	MARSHALL-WARD 1880, NITZSCHKE 1914 ²⁾
<i>Echinodorus</i> sp.	N.-T.	NITZSCHKE 1914
Butomaceae.		
<i>Butomus umbellatus</i>	N.-T.	NITZSCHKE 1914, HOLMGREN 1913, MARSHALL-WARD 1880 b, VESQUE 1878
<i>Hydrocleis nymphaeoides</i>	N.-T.	SUESSENGUTH 1919
<i>Limncharis emarginata</i>	N.-T.	NITZSCHKE 1914
Hydrocharitaceae.		
<i>Vallisneria spiralis</i>	N.-T.	BURR 1903
<i>Helodea canadensis</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880, WYLIE 1904, RIDDLE 1905
<i>Ottelia lancifolia</i>	N.-T.	PALM 1915
<i>Hydromystris stolonifera</i>	Scilla-T.	TASSI 1900
Scheuchzeriaceae.		
<i>Triglochin palustre</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
" <i>maritimum</i>	N.-T.	SCHNARF 1925
<i>Lilaea subulata</i>	wahrsch. N.-T.	CAMPBELL 1898
Aponogetonaceae.		
<i>Aponogeton ulvaceus</i>	N.-T.	AFZELIUS 1920
" <i>violaceus</i>	N.-T.	" 1920
Potamogetonaceae.		
<i>Potamogeton foliosus</i>	Scilla-T.	WIEGAND 1900
" <i>natans</i>	wahrsch. N.-T.	HOLFERTY 1901
<i>Zanichellia palustris</i>	N.-T.?	CAMPBELL 1897
<i>Ruppia rostellata</i>	N.-T.	MURBECK 1902 b
" <i>maritima</i>	N.-T.	GRAVES 1908
<i>Zostera marina</i>	N.-T.	ROSENBERG 1901 a
Najadaceae.		
<i>Najas flexilis</i>	wahrsch. N.-T. ³⁾	CAMPBELL 1897
Triuridaceae.		
<i>Sciaphila</i> sp.	N.-T.	WIRZ 1910

¹⁾ Nur Tetradenbildung beschrieben.

²⁾ A. FISCHER (1880) gab Scilla-T. an.

³⁾ Doch ist immerhin auch Scilla-T. möglich.

Liliaceae.

<i>Tofieldia calyculata</i>	N.-T.	SEELIEB 1924
<i>Gloriosa virescens</i>	N.-T.	AFZELIUS 1918
" <i>superba</i>	N.-T.	" 1918
" <i>Rothschildiana</i>	N.-T.	" 1918
<i>Uvularia grandiflora</i>	N.-T. ¹⁾	STENAR 1925 b
<i>Tricyrtis hirta</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a, 1884, IKEDA 1902
<i>Veratrum album</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Colchicum autumnale</i>	N.-T.	HEIMAN-WINOWAR 1919
<i>Anthericum ramosum</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a
<i>Chlorophytum orchidearum</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>Hosta Sieboldiana</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Hemerocallis fulva</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a
<i>Gasteria</i> sp.	N.-T.	STIFFLER 1925
<i>Haworthia subfasciata</i>	N.-T.	MELLINK 1880
<i>Allium fistulosum</i>	Scilla-T.	STRASBURGER 1879 a
" <i>odorum</i>	Scilla-T.	SCHÜRHOFF 1922 c, MODILEWSKI 1925
<i>Lilium longiflorum</i>	Lil.-T.	DIXON 1895
" <i>martagon</i>	Lil.-T.	GUIGNARD 1889, 1891 b, MOTTIER 1898, STRASBURGER 1908 a, OVERTON 1891, ZIMMERMANN 1893, SARGANT 1896 b
" <i>candidum</i>	Lil.-T.	MOTTIER 1898, BERNARD 1900, STRAS- BURGER 1908 a
" <i>croceum</i>	Lil.-T.	GUIGNARD 1885 a
" <i>superbum</i>	Lil.-T.	" 1885 a
" <i>umbellatum</i>	Lil.-T.	MOTTIER 1898
" <i>philadelphicum</i>	Lil.-T.	COULTER 1897
" <i>bulbiferum</i>	Lil.-T.	TREUB u. MELLINK 1880
" <i>candidum</i>	N.-T.	BERNARD 1900
<i>Fritillaria tenella</i>	Lil.-T.	STRASBURGER 1888
" <i>imperialis</i>	Lil.-T.	" 1888
<i>Tulipa Gesneriana</i>	Lil.-T.	MELLINK 1880, ERNST 1901, HERAIL 1889, CATTORINI 1914, TREUB und MELLINK 1880, GUIGNARD 1900, SCHNIEWIND-THIES 1901
" <i>humilis</i>	Lil.-T.	NEWTON 1926
" <i>Kalpakowskiana</i>	Lil.-T.	" 1926
" <i>silvestris</i>	Lil.-T.	GUIGNARD 1900
" <i>Celsiana</i>	Lil.-T.	" 1900
" <i>Greigi</i>	Lil.-T.	CATTORINI 1914
<i>Erythronium americanum</i>	Lil.-T.	SCHAFFNER 1901
" <i>albidum</i>	Lil.-T.	" 1901
<i>Galtonia candicans</i>	N.-T.	SCHNIEWIND-THIES 1901
<i>Drimiopsis maculata</i>	N.-T.	BARANOV 1926
<i>Scilla sibirica</i>	Scilla-T. ²⁾	SCHNIEWIND-THIES 1901
" <i>hyacinthoides</i> v. <i>coerulea</i>	Scilla-T.	MC KENNEY 1904
" <i>campanulata</i>	Scilla-T.	" 1904
<i>Agaphis nutans</i>	Scilla-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>patula</i>	Scilla-T.	MELLINK 1880, TREUB u. MELLINK 1880, GUIGNARD 1882 a
" <i>campanulata</i>	Scilla-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	Scilla-T.	" 1882 a
<i>Yucca gloriosa</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a, HERAIL 1889, FOLSOM 1916
" <i>filamentosa</i>	N.-T.	REED 1903, KOERNICKE 1901, STENAR 1925 b

¹⁾ Die Angabe bei ALDEN über *U. sessiliflora* würde auf Scilla-T. hinweisen.

²⁾ Als Ausnahme kommt es vor, daß nach der heterotypischen Teilung die Ausbildung einer Zellmembran unterbleibt und dann vier Makrosporenkerne in verschiedener Stellung in einer Zelle liegen; ob diese Abweichung indes tatsächlich zur Embryosackbildung nach dem Lil.-T. führt, ist nicht bekannt. Auch wurde ein Fall gesehen, wo aus der Embryosackmutterzelle drei Zellen mit je einem Kern entstanden waren.

<i>Yucca glauca</i>	N.-T.	FOLSOM 1916
<i>Cordylina stricta</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Dracaena Hookeriana</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Clintonia borealis</i>	Oen.-T. mod.	R. W. SMITH 1911
<i>Smilacina stellata</i>	Lil.-T.	MC ALLISTER 1909, 1914
<i>sessilifolia</i>	Lil.-T.	" 1914
<i>racemosa</i>	Scilla-T.	" 1913, 1914
<i>amplexicaulis</i>	Scilla-T.	" 1914
<i>Majanthemum canadense</i>	Lil.-T.	" 1914
<i>bifolium</i>	N.-T.?	JÖNSSON 1879/80
<i>Streptopus roseus</i>	Scilla-T.	MC ALLISTER 1914
<i>Medeola virginica</i>	Lil.-T.	" 1914
<i>Polygonatum commutatum</i>	N.-T.	" 1914
<i>officinale</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
<i>vulgare</i>	N.-T.	MELLINK 1880
<i>Convallaria majalis</i>	N.-T. ¹⁾	SCHNIEWIND-THIES 1901
<i>Paris quadrifolia</i>	Scilla-T. ²⁾	ERNST 1902
<i>Trillium grandiflorum</i>	Scilla-T.	" 1902, BRANDT 1916
<i>cernuum</i>	Scilla-T.	HEATLEY 1916
<i>recurvatum</i>	N.-T.	COULTER u. CHAMBERLAIN ³⁾
<i>sessile</i>	Scilla-T.	SPANGLER 1925
<i>Sansevieria cylindrica</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Veltheimia viridiflora</i>	N.-T.	STIFFLER 1925
<i>Arthropodium cirrhatum</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
Cyanastraceae.		
<i>Cyanastrum Johnstoni</i>	wahrsch. Lil.-T.	TH. C. E. FRIES 1919
Pontederiaceae.		
<i>Heteranthera limosum</i>	N.-T.	COKER 1907
<i>Pontederia cordata</i>	N.-T.	W. R. SMITH 1898
<i>Eichhornia crassipes</i>	N.-T.	" 1898
Amaryllidaceae.		
<i>Galanthus nivalis</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Narcissus</i> sp. (<i>pseudonarcissus</i> ?)	N.-T.	" 1925 b
<i>micranthus</i>	Scilla-T.	GUIGNARD 1882
<i>Tazetta</i>	Scilla-T.	MELLINK 1880, TREUB u. MELLINK 1880
<i>Alstroemeria pulchella</i>	wahrsch. N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Curculigo recurvata</i>	N.-T.	" 1925 b
<i>Cooperia Drummondii</i>	Lil.-T.	CHURCH 1916
<i>Crinum asiaticum</i>	Lil.-T.	SCHLIMBACH 1924
<i>latifolium</i>	wahrsch. Scilla-T.	STENAR 1925 b
<i>longifolium</i>	wahrsch. Scilla-T.	" 1925 b
<i>Agave chlorantha</i>	N.-T.	SCHLIMBACH 1924
<i>attenuata</i>	N.-T.	" 1924
<i>Fourcroya cubensis</i>	N.-T.	ERNST 1918
<i>altissima</i>	N.-T.	SCHLIMBACH 1924
<i>andina</i>	N.-T.	NEVINS 1927
<i>Pancratium maritimum</i>	Scilla-T.	SHADOWSKY 1925
<i>Cyrtanthus parviflorus</i>	N.-T.	STIFFLER 1925
<i>sanguineus</i>	Lil.-T.	FARREL 1914

¹⁾ WIEGANDS (1900) und MELLINKS (1880) Angaben weisen auf Scilla-T. hin. SCHNIEWIND-THIES (1901) führt die Angaben des ersteren auf abnorme Kernteilungen zurück: „Bei Treibhausmaterial begegnet man relativ selten normal ausgebildeten vier Einzelzellen; häufig ist die zweite Kernteilung nicht von einer Zellteilung gefolgt und man findet dann zwei Tochterzellen mit je zwei Kernen. Die Angabe WIEGANDS, daß beide Tochterzellen später zu einer Zelle, dem Embryosack verschmelzen, der hierdurch vierkernig wird, . . . ist nicht zutreffend.“

²⁾ Vielleicht ausnahmsweise N.-T.

³⁾ Die Abb. läßt Scilla-T. zu.

<i>Nerine curvifolia</i>	Lil.-T.	SCHLIMBACH 1924
<i>Ungernia Severzovii</i>	N.-T.	BARANOV u. PODOUBNAJA 1925
<i>Amaryllis belladonna</i>	Lil.-T.	SCHLIMBACH 1924
<i>Buphane disticha</i>	Lil.-T.	" 1924
<i>Hippeastrum</i> (hybride Form)	N.-T.	" 1924
<i>Haemanthus latharinæ</i>	N.-T.	" 1924, STENAR 1925 b
" <i>tigrinum</i>	N.-T.	" 1924
<i>Ixolirion montanum</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
" <i>tartaricum</i>	N.-T.	BARANOV u. PODOUBNAJA 1925
<i>Bomarea Caldassii</i>	N.-T.	STENAR 1925 b
<i>Eucharis amazonica</i>	N.-T.?	" 1925 b
<i>Hypoxis decumbens</i>	N.-T. ¹⁾	" 1925 b
<i>Anigosanthus flavidus</i>	N.-T.	" 1927
Velloziaceae.		
<i>Vellozia elegans</i>	N.-T.	" 1925 b
Iridaceae.		
<i>Romulea Bulbocodium</i>	N.-T.	FERRARIS 1902
" <i>Columnae</i>	N.-T.	" 1902
<i>Iris germanica</i>	N.-T.?	KOERNICKE 1901
" <i>stylosa</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882 a
" <i>sambucina</i>	N.-T.?	KOERNICKE 1901
" <i>pumila</i>	N.-T.?	" 1901
<i>Sisyrinchium iridifolium</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a
<i>Tritonia aurea</i>	N.-T.	" 1879 a
<i>Crocus sativus</i>	N.-T.?	HIMMELBAUR 1926
Juncaceae.		
<i>Distichia muscoides</i>	N.-T.	BRENNER 1922
<i>Juncus bufonius</i>	N.-T.	" 1922
" <i>squarrosus</i>	N.-T.	" 1922
" <i>lamprocarpus</i>	N.-T.	" 1922
" <i>compressus</i>	N.-T.	" 1922
" <i>filiformis</i>	N.-T.	" 1922
<i>Luzula pilosa</i>	N.-T.	" 1922, A. FISCHER 1880
" <i>campestris</i>	N.-T.	" 1922
" <i>multiflora</i>	N.-T.	" 1922
Bromeliaceae.		
<i>Bilbergia Coppei</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882
<i>Tillandsia usneoides</i>	N.-T.	BILLINGS 1904 ²⁾
" <i>recurvata</i>	N.-T.	BIRGE 1911
Dioscoreaceae.		
<i>Dioscorea sinuata</i>	N.-T.	SUESSENGUTH 1919
Taccaceae.		
<i>Tacca cristata</i>	N.-T.	SUESSENGUTH 1919, HÅKANSSON 1921
<i>Schizocapsa plantaginea</i>	N.-T.	HÅKANSSON 1919
Burmanniaceae.		
<i>Thismia americana</i>	N.-T.	PFEIFFER 1918
" <i>Luetzelburgii</i>	N.-T.	GOEBEL u. SUESSENGUTH 1924
<i>Apteria setacea</i>	N.-T.	JOHOW 1885
<i>Burmannia candida</i>	Scilla-T.	ERNST u. BERNARD 1912 a
" <i>Championii</i>	N.-T.	" " " 1912 a
" <i>capitata</i>	N.-T.	JOHOW 1885
" <i>tuberosa</i>	wahrsch. N.-T.	ERNST u. BERNARD 1914
Commelinaceae.		
<i>Commelina stricta</i>	Scilla-T.	GUIGNARD 1882 a
<i>Tradescantia virginica</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a
" <i>elatiior</i>	N.-T.	JONSSON 1879/80
" <i>albiflora</i>	N.-T.	STENAR 1925 b

¹⁾ Ausnahmsweise ein Stadium, das Scilla-T. ermöglichte, beobachtet.

²⁾ In einem Falle sah der Autor Unterdrückung der Wandbildung nach den beiden Reduktions-Teilungsschritten.

Xyridaceae.		
<i>Xyris indica</i>	N.-T.	WEINZIEHER 1914
Eriocaulaceae.		
<i>Eriocaulon septangulare</i>	N.-T.	R. W. SMITH 1910
Centrolepidaceae.		
<i>Centrolepis tenuior</i>	N.-T.	JÖNSSON 1879/80
Cyperaceae.		
<i>Cyperus natalensis</i>	N.-T.	SUESSENGUTH 1919
<i>Carex ericetorum</i>	N.-T.	HEILBORN 1918
" <i>pilulifera</i>	N.-T.	" 1918
" <i>panicea</i>	N.-T.	" 1918
" <i>caryophyllacea</i>	N.-T.	" 1918
" <i>digitata</i>	N.-T.	" 1918
" <i>praecox</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
Gramineae.		
<i>Zea mays</i>	N.-T.	WEATHERWAX 1919
<i>Sorghum halepense</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
<i>Oryza sativa</i>	N.-T.	KUWADA 1910
<i>Ehrharta panicea</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
<i>Cormucopiae nocturnum</i>	Scilla-T.	GUIGNARD 1882a ¹⁾
<i>Alopecurus pratensis</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
<i>Avena fatua</i>	N.-T.	CANNON 1900
" <i>sativa</i>	N.-T.	TANNERT 1905, GOLINSKI 1893
<i>Sesleria coerulescens</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
<i>Melica nutans</i>	Scilla-T.	" 1880
" <i>altissima</i>	Scilla-T.	" 1880
<i>Koeleria cristata</i>	N.-T.	" 1880
<i>Briza media</i>	N.-T.	" 1880
<i>Poa annua</i>	N.-T.	GOLINSKI 1893
" <i>pratensis</i>	N.-T.	ANDERSEN 1927
" <i>compressa</i>	N.-T.	" 1927
<i>Secale cereale</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
<i>Triticum compactum</i> var. <i>splendens</i>	N.-T.	KOERNICKE 1896
" <i>vulgare</i>	N.-T.	GOLINSKI 1893
<i>Elymus arenarius</i>	N.-T.	A. FISCHER 1880
<i>Coleanthus subtilis</i>	N.-T.	SCHNARF 1926
<i>Bambusa bambos</i>	N.-T.	" 1926
Musaceae.		
<i>Musa coccinea</i>	N.-T.	TISCHLER 1913
" <i>paradisica</i>	N.-T.	D'ANGREMOND 1912, 1915
" <i>ornata chittayong</i>	N.-T.	" 1915
<i>Strelitzia reginae</i>	N.-T.	BROWN u. SHARP 1911, S. 447
<i>Heliconia psittacorum</i>	N.-T.	HUMPHREY 1896
Zingiberaceae.		
<i>Costus</i> sp.	Lil.-T.	" 1896
Cannaceae.		
<i>Canna indica</i>	N.-T.	GUIGNARD 1882a, HUMPREY 1896, WIEGAND 1900
Orchidaceae.		
<i>Cypripedium spectabile</i>	Cypr.-T.	PACE 1907
" <i>parviflorum</i>	Cypr.-T.	" 1907
" <i>pubescens</i>	Cypr.-T.	" 1907
" <i>candidum</i>	Cypr.-T.	" 1907
<i>Paphiopedilum insigne</i>	Scilla-T.	AFZELIUS 1916
<i>Ophrys Berteroni</i>	N.-T.	CHODAT 1913
" <i>apifera</i>	N.-T.	" 1913
" <i>myodes</i>	N.-T.	SEMIANINOVA 1925

¹⁾ Nach den Angaben bei HÉRAUL (1889) wäre die Deutung als N.-T. möglich.

<i>Orchis morio</i>	N.-T.	AFZELIUS 1916
" <i>sambucina</i>	N.-T. ¹⁾	" 1916
" <i>pallens</i>	N.-T.	STRASBURGER 1877
" <i>latifolia</i>	N.-T.	VERMOESEN 1911
" <i>maculata</i>	N.-T.	" 1911
" <i>galeata</i>	N.-T.	VESQUE 1878
<i>Serapias pseudocordigera</i>	N.-T.	BARANOW 1915
<i>Hermidium monorchis</i>	N.-T.	" 1925
<i>Himantoglossum hircinum</i>	N.-T.	K. HEUSSER 1915
<i>Coeloglossum viride</i>	N.-T.	AFZELIUS 1916
<i>Gymnadenia albida</i>	N.-T.	" 1916
" <i>conopea</i>	N.-T.	STRASBURGER 1879 a, M. WARD 1880 a
<i>Platanthera bifolia</i>	N.-T.	AFZELIUS 1922
" <i>chlorantha</i>	N.-T.	" 1922
" <i>obtusata</i>	N.-T.	" 1922
<i>Habenaria ciliaris</i>	N.-T.	BROWN 1909
" <i>integra</i>	N.-T.	" 1909
<i>Pogonia macrophylla</i>	N.-T.	SHARP 1912
<i>Vanilla aromatica</i>	N.-T.	GUIGNARD 1886 b
<i>Epipactis pubescens</i>	N.-T. oder Lil.-T.	BROWN u. SHARP 1911
" <i>latifolia</i>	N.-T. ²⁾	VERMOESEN 1911
" <i>palustris</i>	N.-T.	" 1911
<i>Gyrostachys gracilis</i>	Lil.-, Scilla- od. N.-T.	PACE 1914
" <i>cernua</i>	Lil.-, Scilla- od. N.-T.	" 1914
<i>Spiranthes australis</i>	N.-T.	BARANOW 1915
<i>Gastrodia elata</i>	Oen.-T.	KUSANO 1915. Vgl. S. 192
<i>Listera ovata</i>	N.-T.	VERMOESEN 1911
<i>Neottia nidus avis</i>	Lil.-T. ³⁾	MODILEWSEI 1918
<i>Goodyera repens</i>	wahrsch. N.-T.	AFZELIUS 1916
<i>Coelogyne massangeana</i>	N.-T.	SHARP 1912
<i>Corallorhiza maculata</i>	N.-T.	" 1912
<i>Epidendrum verrucosum</i>	N.-T.	" 1912
" <i>cochleatum</i>	N.-T.	" 1912
" <i>globosum</i>	N.-T.	" 1912
<i>Trichosma suavis</i>	N.-T.	BARANOV 1917
<i>Broughtonia sanguinea</i>	N.-T.	SHARP 1912
<i>Calopogon pulchellus</i>	N.-T. (mod.)	PACE 1909
<i>Phajus grandifolius</i>	N.-T.	SHARP 1912
<i>Blechna Shephardi</i>	Lil. od. N.-T. ⁴⁾	" 1912
<i>Zygopetalum Mackayi</i>	N.-T.	SUESSENGUTH 1923
<i>Oncidium praetextum</i>	i. d. R. N.-T. ⁵⁾	AFZELIUS 1916
<i>Saccolabium ampullaceum</i>	N.-T.	BARANOV 1917
Pandanaceae.		
<i>Pandanus Artocarpus</i>	Scilla-T.?	CAMPBELL 1909, 1911
" <i>odoratissimus</i>	Scilla-T.?	" 1909
Sparganiaceae.		
<i>Sparganium simplex</i>	wahrsch. N.-T.	CAMPBELL 1899 c

¹⁾ Da nach AFZELIUS bisweilen die Wandbildung nach der homöotypischen und auch schon nach der heterotypischen Teilung unterbleibt, ist eine Entwicklung nach dem Scilla- oder Lil.-T. mindestens möglich. Vgl. S. 249, Abb. 29.

²⁾ Vereinzelt vielleicht auch Scilla-T.

³⁾ Diese Angabe stützt sich auf das kurze Referat bei SCHÜRHOFF (1924 a) (Originalarbeit nicht gesehen); SCHÜRHOFFs Angaben lassen den Lil.-T., modifiziert durch Hemmung der Antipodialregion, zu, doch wäre auch eine Deutung als modifizierter Cypr.-T. möglich.

⁴⁾ Bis zum vierkernigen Stadium, nur selten entsteht ein sechskerniger Embryosack.

⁵⁾ Junge Stadien zeigen Ansätze zum Lil.- oder Scilla-T.

Typhaceae.		
<i>Typha latifolia</i>	N.-T. ¹⁾	DAHLGREN 1918
Palmae.		
<i>Nipa fruticans</i>	? Scilla-T.	RADERMACHER 1924
	(mod.)	
<i>Actinophloeus Macarthurii</i>	N.-T.	" 1924
<i>Chaemaedorea latifolia</i>	Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80
Araceae.		
<i>Anthurium cristallinum</i>	N.-T.	GOW 1913
<i>Anthurium violaceum</i> var.	? Lil.-T.	CAMPBELL 1905
<i>leucocarpum</i>		
<i>Acorus calamus</i>	wahrsch.	MÜCKE 1908
	Lil.-T. ²⁾	
<i>Symplocarpus foetidus</i>	N.-T.	ROSENDAHL 1909
<i>Spathyema foetida</i>	N.-T.	GOW 1907
<i>Nephtytis Gravenreuthii</i>	? Scilla-T.	" 1908 b (vgl. PALM 1915, S. 151)
<i>Homalonema argentea</i>	? Scilla-T.	" 1913 (vgl. PALM 1915, S. 152)
<i>Aglaonema commutatum</i>	?	CAMPBELL 1903 ³⁾
<i>" picta</i>	wahrsch. N.-T.	" 1903
<i>Dieffenbachia Daraquiniana</i>	N.-T.	GOW 1908 b
<i>" Seguine</i>	Scilla-T.	CAMPBELL 1900
<i>Zantedeschia aethiopica</i>	N.-T. ⁴⁾	MICHELL 1916
<i>Arisaema triphyllum</i>	N.-T.	PICKETT 1913, 1915 ⁵⁾
<i>Atherurus attenuatus</i>	? Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80
Lemnaceae.		
<i>Lemna minor</i>	? Lil.-T.	CALDWELL 1899
<i>" trisulca</i>	Scilla-T.	JÖNSSON 1879/80

i) Die Beziehungen zwischen den Embryosacktypen

Die neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen haben, wie im früheren gezeigt wurde, eine solche Mannigfaltigkeit in der Entstehung und Ausbildung des Embryosackes aufgedeckt, daß sich die Fragen erheben: Sind die verschiedenen Typen überhaupt von einer einzigen phylogenetisch älteren Struktur abzuleiten? Dürfen wir überhaupt von dem Embryosack der Angiospermen sprechen? Wenn ja, welcher Embryosacktypus ist der ursprünglichste und wie sind die anderen von ihm abzuleiten? Sind die Haupttypen PALMS homogen usw.?

Von verschiedenen Autoren wurde hervorgehoben, daß der Normaltypus unter allen bekannten der ursprünglichste ist und die anderen von ihm abzuleiten seien. Die Gründe, die für diese Ansicht ins Treffen geführt werden können, sind im wesentlichen folgende⁶⁾:

1. Unter allen Typen ist der Normal-Typus am weitesten verbreitet. Die im vorangehenden speziellen Teile gegebene Liste umfaßt 1227 Arten, von denen in der Literatur einigermaßen verlässlich die Embryosackentwicklung bekannt ist; davon entfallen auf den

¹⁾ SCHAFFNER (1897) gab Lil.-T. an.

²⁾ Embryosack in frühen Stadien degenerierend.

³⁾ Bei *Aglaonema simplex* und *modestum* beschreibt CAMPBELL (1912) folgende Entstehung: Alle vier Makrosporenkerne nehmen an der Bildung des Embryosackes teil; nur einer teilt sich und bildet die beiden Synergiden aus; von den drei anderen wird einer zur Eizelle und die übrigen zwei werden zu Polkernen. Vielleicht doch nur Lil.-T. mit gehemmter Antipodialregion.

⁴⁾ Gow (1913) gibt Lil.-T. an.

⁵⁾ Vgl. dagegen MOTTIER (1892) und Gow (1908).

⁶⁾ Vgl. darüber auch die Ausführungen CHIARUGIS (1927 a, S. 107).

Normal-Typus	998 Arten, d. s. 81,3 Prozent,
<i>Oenothera</i> -Typus	31 " " " 2,6 " "
<i>Scilla</i> -Typus	78 " " " 6,3 " "
<i>Cypripedium</i> -Typus	7 " " " 0,6 " "
<i>Lilium</i> -Typus	70 " " " 5,7 " "
<i>Peperomia</i> -Typus	37 " " " 3,0 " "
<i>Plumbagella</i> -Typus	5 " " " 0,4 " "
<i>Dicraea</i> -Typus	1 Art, " " 0,1 " "

Zu dieser Statistik ist noch zu bemerken, daß ganz sicher solche Angiospermengattungen und -familien, die eine abnorme Embryosackentwicklung aufweisen, sich bei der Wahl der Untersuchungsobjekte ganz besonderer Vorliebe erfreuten, ferner manches Untersuchungsergebnis, das „nur“ den Normal-Typus nachwies, nicht veröffentlicht wurde. Dadurch erscheint die obige Statistik zu ungunsten des Normal-Typus gefälscht. Ferner müssen wir hervorheben, daß der Normal-Typus in den primitivsten und den am meisten spezialisierten Abteilungen vorkommt, daß er in keiner Ordnung fehlt¹⁾ und daß er namentlich in denjenigen Abteilungen des Systems fast allein herrschend ist, die von irgendwelcher Seite als primitivere Angiospermenformen betrachtet wurden. Die abnormalen Typen erscheinen im Gegensatz dazu in das System eingestreut. Selten ist es, daß ein solcher Typus allein in einer Familie herrscht wie der *Oenothera*-Typus bei den *Oenotheraceae*²⁾ oder der *Peperomia*-Typus bei den *Penaeaceae*, auch als Gattungscharakter ist er selten (*Piper*, *Peperomia*, *Tulipa*, *Scilla*), sehr oft ist er innerhalb der Familie auf vereinzelte Arten beschränkt. Diese Verteilung der Abnormtypen ist sicher ein Hinweis darauf, daß sie eine Fortentwicklung darstellen, die in verschiedenen Abteilungen des Systems selbständig eingesetzt hat und daher phylogenetisch jung ist.

2. Zur Entstehung des Normal-Typus ist die Höchstzahl von fünf Teilungsschritten notwendig, alle anderen Typen brauchen weniger Teilungsschritte von der Embryosackmutterzelle an gerechnet, am wenigsten der *Plumbagella*-Typus, der nur deren zwei mitmachen muß, also nur gerade diejenigen Teilungsschritte, die ein Diplont nach unseren Erfahrungen machen muß, wenn er eine haploide Gametenzelle erzeugt. Diese Anschauung wurde von PALM (1915), CLAUSSEN (1919), WETTSTEIN 1924, S. 492) und anderen betont und steht im innigsten Zusammenhang mit der Lehre, daß im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung der *Cormophyta* eine Reduktion des Gametophyten stattgefunden hat. Dieser Begründung zugunsten einer primitiven Stellung des Normal-Typus wird allerdings von ERNST (1908a) entgegengehalten, daß die Zählung der Teilungsschritte, die diesem Vergleiche der Embryosacktypen zugrunde liegt, keine Berechtigung hat. Er betont: „Für die im Embryosacke sich abspielenden Teilungsvorgänge haben nicht alle Teilungen, von derjenigen in der Embryosackmutterzelle an gerechnet, dieselbe Bedeutung. Die Entwicklungsvorgänge im Embryosacke scheinen mir unabhängig von seiner Entstehung betrachtet werden zu müssen. Gewiß ist das Ausbleiben der die Reduktionsteilungen begleitenden

¹⁾ Eine Ausnahme bildet nur die Ordnung der *Plumbaginales* (WETTSTEIN), die nur eine einzige Familie umfaßt.

²⁾ Mit Ausschluß von *Trapa*.

Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle kein Merkmal primitiven, sondern reduzierten Verhaltens; es hat aber nach meiner Ansicht keinen Einfluß auf die Embryosackentwicklung selbst. Die fünf Teilungen, welche bei einer großen Zahl von Angiospermen von der Embryosackmutterzelle zum achtkernigen Embryosack führen, gehören ja ganz verschiedenen Entwicklungsvorgängen an. Die beiden ersten repräsentieren die letzten Teilungen in einem Makrosporangium; sie sind die Reduktionsteilungen einer Tetraden bildenden Makrosporenmutterzelle und gehören dem Vorgang der Sporenbildung an. Die drei anderen Teilungen dagegen erfolgen im Verlauf der Sporenkeimung. Für die ersteren ist der Vorgang der Chromosomenreduktion, für die letzteren die Schaffung bestimmter Polaritäts- und Gestaltverhältnisse in der keimenden Spore charakteristisch.“ Zweifelloß muß man dem Hinweis darauf, daß die Zählung von fünf Teilungsschritten eine Zusammenfassung zweier verschiedener Vorgänge, nämlich der Sporenbildung und der Sporenkeimung ist, Berechtigung zugestehen. Wenn wir eine Übersicht schaffen, die die Embryosacktypen nach der von der Embryosackmutterzelle an gerechneten Zahl der Teilungsschritte einteilt, so ist dies eine künstliche Einteilung, die rein praktischen Zwecken dient. Daraus folgt aber nicht, daß wir bei der Beurteilung der Primitivität der Embryosacktypen von denjenigen Teilungsschritten, die nur der Sporenbildung dienen, absehen und nur diejenigen der Sporenkeimung heranziehen dürfen. Wenn wir dies tun, führt es uns zu der von ERNST gezogenen Konsequenz, daß der Embryosack von *Peperomia* und *Gunnera* „als eine ältere oder doch selbständige Form des Embryosackes der Angiospermen“ aufzufassen ist, da in diesem Falle vier Teilungsschritte der Sporenkeimung stattfinden gegenüber dreien beim Normal-Typus. Und diese Konsequenz ist abzulehnen. Vor allem, weil sie auf der Wertung eines einzigen, wenn auch wichtigen Merkmals beruht. Sie unterstreicht den Vorgang der Makrosporenentwicklung und abstrahiert bewußt von einem ebenso wichtigen Merkmal, der Makrosporenbildung, und diese ist bei *Peperomia* und *Gunnera* nicht primitiv. Das Merkmal von vier Teilungsschritten in der Embryosackentwicklung beim 16-kernigen Embryosack darf insbesondere dann nicht unabhängig von den Vorgängen der Sporenbildung betrachtet werden, wenn es sich wahrscheinlich machen läßt, daß ein kausaler Zusammenhang zwischen der vermehrten Kernzahl im fertigen Embryosacke und der Teilnahme mehrerer Makrosporenkerne an der Bildung desselben besteht.

3. Immerhin veranlaßt uns die von ERNST vorgetragene Auffassung, nicht die rohe Zählung der fünf Teilungsschritte in den Vordergrund zu schieben, sondern vielmehr zu betonen, daß der Normal-Typus deshalb als primitiv zu betrachten ist, weil bei ihm eine scharfe Trennung der Makrosporenbildung und der Makrosporenentwicklung festzustellen ist. Zweifelloß ist die Ausbildung von vier Makrosporenzellen, von denen eine zum Gametophyten wird, etwas Ursprüngliches und die Zusammenschiebung der beiden Vorgänge etwas, das erst auf der Angiospermenstufe in verschiedenen Fällen unabhängig voneinander entstanden ist.

Wenn wir aus diesen Gründen den Normal-Typus für den ursprünglichsten derzeit bekannten Angiospermenembryosack halten, müssen wir

auch den Versuch machen von ihm die anderen Typen abzuleiten. Wir beschränken uns bei der folgenden Erörterung auf die wichtigeren der abnormen Typen, zumal wir im Schlußkapitel dieses Buches auf diesen Gegenstand zurückkommen werden.

Wir beginnen mit dem *Oenothera*-Typus, der mit dem Normal-Typus die Ausbildung von Tetradenzellen gemeinsam hat und sich von ihm nur dadurch unterscheidet, daß die Makrosporenentwicklung einen Teilungsschritt weniger hat. Daß der *Oenothera*-Typus nicht etwa phylogenetisch selbständig ist, geht schon aus seiner Verbreitung hervor und es ist auch niemals das Gegenteil behauptet worden. Was seine Ausbildung innerhalb der Familie der *Oenotheraceae* anbelangt, erscheint es wahrscheinlich, daß, wie früher (S. 189) ausgeführt wurde, bei ihm die Entwicklung eines primären chalazalen Kernes unterbleibt und diese Eigentümlichkeit mit einer anderen Besonderheit in irgend einem kausalen Zusammenhang steht, nämlich mit der in hohem Maße fixierten Auslese der mikropylaren Makrospore. Der Gedanke, daß die nicht zur Embryosackbildung gelangten basalen Makrosporen den Antipodialapparat irgendwie ersetzen, liegt nahe und wurde auch geäußert, z. B. von WERNER (1915) und TÄCKHOLM (1914). TISCHLER (1917) hat ferner darauf hingewiesen, daß bei den verwandten *Lythraceae* die Antipoden schwach entwickelt sind und frühzeitig zugrunde gehen und in diesem Verhalten den Übergang zu den *Oenotheraceae* bilden, wo die Antipoden überhaupt nicht mehr angelegt werden. Eine Stütze für den Zusammenhang zwischen der Vierkernigkeit des Embryosackes und der Auslese der mikropylaren Makrospore wäre es, wenn unter Pflanzen, die normalerweise den Embryosack aus der chalazalen Makrospore bilden, die gelegentliche Entstehung desselben aus der mikropylaren eine Reduktion des Antipodialapparates, vielleicht sogar die Unterdrückung desselben bedingen würde. Eine solche Erscheinung wurde für gewisse *Astereae* von PALM (1914a, b, 1915) vermutet, ist aber wie früher (S. 116) besprochen wurde, von anderen Forschern unwahrscheinlich gemacht worden. Trotzdem erscheint die angeführte Korrelation zwischen beiden Erscheinungen recht glaubhaft und wird dadurch noch gestützt, daß der *Oenothera*-Typus im wesentlichen auf die eine Familie beschränkt ist, für die eben die Auslese der mikropylaren Makrospore charakteristisch ist. Wir sehen dabei von den doch noch nicht ganz geklärten Fällen bei einzelnen *Euphorbiaceae* und dem Falle von *Clintonia* ab. Der Embryosackentwicklung dieser Pflanze müssen wir wahrscheinlich eine ganz andere Entstehung zuschreiben, sie dürfte wahrscheinlich von einem *Lilium*-Typus abzuleiten sein, in welchem aus irgend einem Grunde die drei untersten Makrosporenkerne nicht funktionsfähig sind.

Die anderen Embryosacktypen, von welchen zunächst die wichtigsten, der *Scilla*-, *Lilium*- und *Peperomia*-Typus, besprochen werden sollen, können insofern gemeinsam in ihrem Verhältnis zum Normal-Typus erörtert werden, als bei ihnen Coeno-Makrosporen¹⁾ gebildet werden. Während bei der gewöhnlichen Tetradenbildung getrennte Zellen entstehen, unterbleibt beim *Scilla*-Typus die Wandbildung nach der homöotypischen, bei den anderen Typen auch schon nach der heterotypischen

¹⁾ HAUSER (1916) verwendet die Bezeichnung Symmakrospore; diese ist zweitwertig oder vierwertig, je nachdem sie zwei oder vier Makrosporenkerne enthält.

Teilung. Nach der von COULTER (1908) vertretenen Auffassung treten zwei oder alle vier Makrosporen in die Embryosackbildung ein, während ERNST (1908 a, b) die Deutung vertritt, daß beim *Scilla*-Typus eine Dyade, beim *Lilium*- und *Peperomia*-Typus die Embryosackmutterzelle zur Makrospore wird. COULTER definiert also den Begriff der Makrospore durch die Reduktionsteilung und die Makrosporenbildung ist für ihn vollkommen unabhängig von der Wandbildung. ERNST dagegen — und ihm schließt sich RUTGERS (1923) an — definiert die Makrospore als diejenige Zelle, welche in die Keimungsteilungen eingeht. Zweifellos hat diese Begriffsbestimmung etwas Befremdendes an sich, denn es geht dadurch der Parallelismus mit den Begriffen der Mikrosporen im besonderen und der Sporen im allgemeinen verloren. Die COULTERSche Auffassung hat ferner die bei der Entwicklung der Embryosäcke nach dem *Scilla*-, *Lilium*- und *Peperomia*-Typus oft beobachtete ephemere Wandbildung zwischen den Makrosporenkernen für sich. Andererseits wieder führt sie in eine unangenehme Lage, wenn wir z. B. die Teilungsschritte im Normal-Typus mit den Teilungsschritten im *Lilium*-Typus homologisieren wollen. Entspricht der zweite Teilungsschritt des *Lilium*-Typus dem zweiten (der homöotypischen Teilung) oder dem vorletzten des Normal-Typus? Jede der beiden Alternativen, zu denen uns die konsequente Verwertung der beiden Fassungen des Begriffes der Makrospore zwingt, ist eigentlich unbefriedigend. Die Vorgänge der Makrosporenbildung und der Makrosporenentwicklung, die beim Normal-Typus so klar geschieden erscheinen, sind eben beim *Lilium*-Typus so innig ineinandergeschoben, daß wir sie nicht mehr durch Definitionen auseinanderreißen können.

Aber müssen wir die Teilungsschritte des *Lilium*-Typus mit bestimmten Teilungsschritten des Normal-Typus homologisieren, ja dürfen wir da überhaupt homologisieren? Ist es nicht klar, daß *Lilium*-, *Scilla*- und *Peperomia*-Typus in dem Maße abgeleitet sind, daß die Homologien gegenüber dem primitiveren Normal-Typus verwischt sind? Ist es einem Forscher, der sich der COULTERSchen Auffassung angeschlossen hat, je eingefallen zu behaupten, daß der *Lilium*-Embryosack der Makrosporen-mutterzelle anderer Pflanzen oder einer Pollentetrade homolog zu setzen ist? Verlässliche Homologisierung ist eben nur bei primitiveren Strukturen statthaft, bei abgeleiteten führt sie oft zu unlösbaren Widersprüchen. Wenn CLAUSSEN (1919) oder WETTSTEIN (1924, S. 493) in den schematischen Darstellungen der Embryosacktypen das jeweils ein-, zwei-, vier- usw.-kernige Stadium untereinandersetzen, so wollen sie vermutlich sicher nicht damit zum Ausdruck bringen, daß die gleichkernigen Stadien untereinander homolog sind, es handelt sich bei ihnen nur darum zu zeigen, daß im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung eine Verkürzung der Ontogenie des weiblichen Gametophyten stattfindet und diese Tendenz bei den heutigen Angiospermen deutlich zum Ausdruck kommt.

Daß zum mindesten *Scilla*- und *Lilium*-Typus in sehr nahen Beziehungen zum Normal-Typus stehen, zeigt der Umstand, daß beiderlei Typen, solche mit wirklichen und solche mit Coeno-Makrosporen, sogar bei ein und derselben Art auftreten können. Namentlich bei Orchidaceae scheinen die Verhältnisse in der Ontogenie des weiblichen Gametophyten außerordentlich labil zu sein, daß vielleicht ganz geringe Unterschiede in den Ernährungs- und Wachstumsverhältnissen es entscheiden,

ob nach den meiotischen Teilungsschritten Wände zwischen den Makrosporenkernen gebildet werden oder nicht. So wenigstens lassen sich die Schwankungen zwischen den Entwicklungstypen innerhalb einer Art auffassen, welche z. B. bei *Epipactis pubescens* herrschen, wo nach BROWN und SHARP (1911) der Embryosack entweder nach dem Normal- oder nach dem *Lilium*-Typus entsteht. Bei *Epipactis latifolia* fand ferner VERMOESEN (1911) außer den Stadien des Normal-Typus solche, welche darauf hindeuten, daß auch Entwicklung nach dem *Scilla*-Typus stattfinden kann. Bei *Gyrostachys gracilis* und *cernua* kann nach PACE (1914) Entwicklung entweder nach dem Normal- oder nach dem *Scilla*- oder

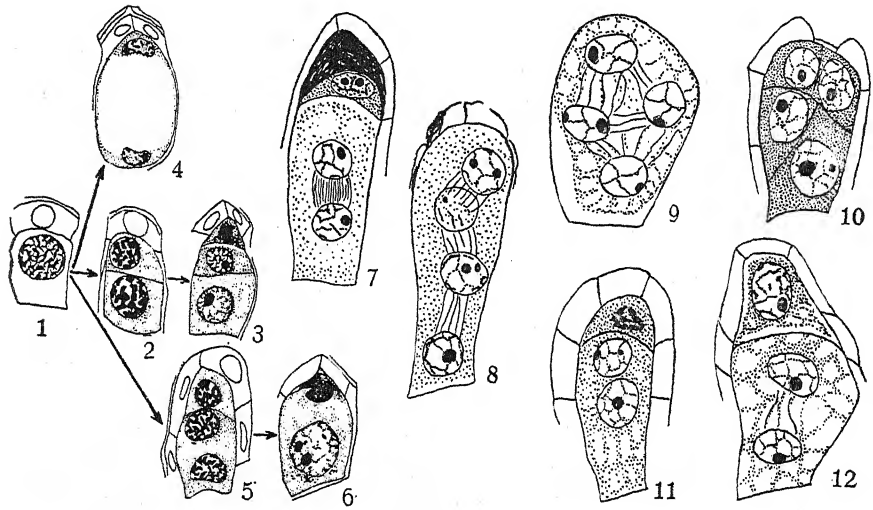


Abb. 29. Fig. 1—6. *Gyrostachys gracilis* als Beispiel für verschiedenartige Entwicklung des Embryosackes innerhalb einer Art: Fig. 1, 2, 3 nach dem N.-T., Fig. 1, 5, 6 nach dem *Scilla*-T., Fig. 1, 4 nach dem *Lil*-T. — Fig. 7—12. *Orchis sambucina*. Fig. 7. Die unterste Makrospore wird zum Embryosack (normales Verhalten). — Fig. 8, 9. Tetradenteilung ohne Wandbildung. — Fig. 10. Tetrade mit abweichender Lagerung der Zellen. — Fig. 11, 12. Unterdrückung der Wandbildung nach der homöotypischen Teilung. Fig. 1—6 nach PACE, Fig. 7—12 nach AFZELIUS. — Vergr.: Fig. 1—6 1000 fach. Fig. 7—12 855 fach.

nach dem *Lilium*-Typus vorkommen (vgl. Abb. 29, Fig. 1—6). Vgl. auch ferner die ähnlichen Angaben über *Bletia Shephardi* (SHARP 1912), *Oncidium praetextum*, *Orchis sambucina* (AFZELIUS 1916; Fig. 7—12). Es ist aber gewiß nicht anzunehmen, daß die Variabilität des Entwicklungstypus innerhalb einer Art auf die Orchidaceae beschränkt sei. Die große Zahl von Samenanlagen, die in einem Fruchtknoten auftritt, sorgt dafür, daß dem Beobachter Material in reicher Fülle zu Gebote steht und er daher genügend Überblick über die Variabilität erlangt. Von anderen Familien sei erwähnt, daß z. B. ERNST (1902) bei *Paris quadri-folia* im allgemeinen den *Scilla*-Typus konstatierte, daß aber, nach einzelnen Stadien zu schließen, doch daneben auch der Normal-Typus vorkommt und STENAR (1925b) bei *Hypoxis procumbens*, das sich im allgemeinen nach dem Normal-Typus entwickelt, vereinzelt ein charak-

teristisches Stadium des *Scilla*-Typus fand¹⁾. Daß der Übergang vom Normal-Typus zu anderen Typen sich sehr rasch vollziehen kann, zeigt auch die Tatsache, daß innerhalb derselben Gattung verhältnismäßig häufig verschiedene Entwicklungstypen sich vorfinden. Die Gattungen *Erigeron*, *Smilacina*, *Trillium*, *Narzissus* und *Euphorbia* bilden in dieser Hinsicht gute Belege²⁾.

Wenn wir uns nun der Ausstattung des fertigen Embryosackes bei den in Rede stehenden Entwicklungstypen zuwenden, so zeigt sich bei diesen, so wie beim Normal-Typus im allgemeinen die Tendenz, Gruppen von drei Zellen und einem freien Kern auszubilden. Dieser Zug, Vierergruppen, wie wir sie kurz nennen wollen, zu erzeugen, kommt nur bei gewissen stark abgeleiteten Embryosäcken nicht zur Geltung, und wir dürfen wohl sagen, daß er weitaus die charakteristischste Eigentümlichkeit des Gametophyten der Angiospermen ist. Denn Vierergruppen werden nicht nur dann gebildet, wenn der Embryosack aus einer Makrospore, aus einer Dyade oder direkt aus der Makrosporenmutterzelle hervorgeht, sondern auch dann, wenn der Bildung des Embryosackes keine Reduktionsteilung vorausgeht, also in diploiden Embryosäcken, und sogar dann, wenn der Embryosack aus einer somatischen Zelle, aposporisch entsteht. Die Bildung von Vierergruppen im Embryosack ist also, von wenigen abgeleiteten Fällen abgesehen, allgemein, sie ist unabhängig von der Entstehung des Embryosackes. Es kann sozusagen jede tief im Innern der Samenanlage liegende Zelle, gleichgiltig, ob sie haploid oder diploid ist, ob sie dem Archespor angehört oder nicht, unter Umständen zu einem Gebilde mit Vierergruppen, also zu einem Embryosack werden.

Von diesen Vierergruppen zeigt mindestens eine diejenige Differenzierung, die für den Eiapparat charakteristisch ist. Diese meist mikropylar gelegene Vierergruppe zeigt aber auch eine bestimmte, festgelegte Entwicklung: Zwei der drei Zellen von ihr sind gleich ausgebildet, die Synergiden. Wir dürfen ruhig annehmen, daß diese Schwesterzellen sind, soweit es sich um wohl ausgebildete, nicht sekundär umgebildete Eiapparate handelt. Wohl ist die Zahl der Fälle, wo dies durch die entscheidenden Entwicklungsstadien einwandfrei bewiesen ist, nicht besonders groß (vgl. S. 127); andererseits existiert aber nicht ein Fall, wo in einem wohlausgebildeten Eiapparat ein anderer Entwicklungsgang nachgewiesen wäre.

Die Zahl und Anordnung der Vierergruppen im fertigen Embryosacke hängt augenscheinlich innig mit den Wachstums- und Raumverhältnissen zusammen. Am weitesten verbreitet ist die bipolare Anordnung, sie kommt bei der Entwicklung nach dem Normal-, *Scilla*- und *Lilium*-Typus dadurch zustande, daß die Makrospore oder Coeno-

¹⁾ In jüngster Zeit hat ferner ROCÉN (1927, S. 23) angegeben, daß sich bei *Mirabilis jalappa* und *Oxybaphus nyctagineus* wohl der Embryosack nach dem N.-T. bildet, daß aber vereinzelt nach der heterotypischen oder der homöotypischen Teilung die Wandbildung unterbleibt, so daß also das gelegentliche Vorkommen des Lil.- oder *Scilla*-Typus nicht ausgeschlossen erscheint.

²⁾ Es ist vielleicht kein Zufall, daß in diesem Abschnitt, der die variable Entstehung des Embryosackes innerhalb enger Verwandtschaftskreise behandelt, vorwiegend Monokotyledonen genannt werden mußten. Zeigt doch innerhalb dieser Klasse der Angiospermen die Pollenentwicklung eine ähnliche Variabilität, insofern, als nach der heterotypischen Teilung entweder Wandbildung eintreten kann oder nicht.

makrospore eine Kernteilung und gleichzeitig mit dieser ein Längenwachstum stattfindet. Die mit diesem verbundene Vakuolenbildung drängt die Tochterkerne an die beiden Enden des Embryosackes wo je eine Vierergruppe entsteht. Das Wachstum der Makrospore kann unter Umständen auch vor der ersten Teilung des primären Kernes stattfinden und dann wird der Makrosporenkern durch die sich bildende Vakuole an das mikropylare Ende¹⁾ des Embryosackes gedrängt und bildet dort nur eine Vierergruppe aus und dies ist beim *Oenothera*-Typus der Fall. Womit diese Veränderung der Reihenfolge von Kernteilung und Wachstum zusammenhängt, können wir nur vermuten. Gerade bei den *Oenotheraceae* liegt es nahe anzunehmen, daß ein Zusammenhang mit der Auslese der mikropylaren Makrospore besteht. Wir werden dabei den Zusammenhang beider Erscheinungen so zu denken haben, daß beide auf dieselbe Ursache zurückgehen, etwa auf Ernährungseinflüsse, welche die obere Makrospore begünstigen und gleichzeitig ihr Wachstum so beschleunigen, daß es vor der ersten Kernteilung stattfindet.

Wenn wir nun die Verhältnisse beim *Peperomia*-Typus aus dem hier gegebenen Gesichtspunkte betrachten und zu deuten versuchen, so müssen wir uns vor Augen halten, daß dieser Typus unter allen am wenigsten homogen ist. Gerade die Deutungen von RUTGERS, mögen sie im einzelnen richtig sein oder nicht, sind in hervorragender Weise geeignet, das zu zeigen. Am einfachsten und am leichtesten verständlich erscheinen uns wohl die Embryosäcke von *Penaea* und *Euphorbia procera* und *palustris*. In der vierkernigen Coenomakrospore sind die Kerne in einiger Entfernung voneinander gelagert, eine Verteilung, die wohl mit der kugeligen Form der Zelle zusammenhängt. Jeder Kern bildet eine Vierergruppe aus. Die vier Vierergruppen zeigen eine weitgehende morphologische Übereinstimmung und sind vermutlich auch physiologisch ziemlich gleichwertig, da nicht nur die mikropylare befruchtet werden kann, wie wenigstens bei den *Penaeaceae* beobachtet ist. Dieser Embryosack ist gewissermaßen als eine Vereinigung von vier radialgestellten *Oenothera*-Embryosäcken aufzufassen²⁾ und diese Auffassung stimmt mit der von RUTGERS vertretenen vollkommen überein.

Von den übrigen 16-kernigen Embryosäcken erscheint wohl auch der Embryosack von *Pyrethrum parthenifolium* verständlich. Die Unterdrückung der Wandbildung nach den beiden meiotischen Teilungen führt zu der Ausbildung einer langgestreckten, vierkernigen Coenomakrospore, in welcher die vier Kerne, durch Vakuolen voneinander getrennt, hintereinander liegen. Der mikropylare Kern bildet durch zweimalige Teilung eine normale Vierergruppe und die synchron verlaufenden Teilungen der drei übrigen Kerne sind wahrscheinlich rein physiologisch bedingte Begleiterscheinungen der Teilungen des obersten. Daß nicht solche normale Vierergruppen entstehen wie bei *Penaea*, ist einfach

¹⁾ Ausnahmsweise kann auch der primäre Kern durch die Vakuole an das chalazale Ende des jungen Embryosackes gedrängt werden und dann entsteht eine einzige chalazale Vierergruppe; von TÄCKHOLM (1915) als Ausnahme bei einer *Fuchsia* beobachtet.

²⁾ Es ist dabei nicht ohne Interesse, daß die *Penaeaceae* und die *Oenotheraceae* in dieselbe Ordnung der Myrtales (WETTSTEIN) eingereiht werden, und daß ferner unter den *Euphorbiaceae* vierkernige Embryosäcke beschrieben sind, die allerdings zu ungenau bekannt sind, um sie mit Sicherheit denen von *Oenothera* an die Seite stellen zu können.

durch die langgestreckte Gestalt des Embryosackes hervorgerufen. Die Embryosackentwicklung von *Tanacetum vulgare* ist geeignet, die Erscheinungen bei *Pyrethrum* von diesem Standpunkte aus verständlich zu machen (vgl. auch PALM 1915, S. 239).

Die hier anzuschließenden Embryosäcke von *Gunnera* zeigen eine normale mikropylare und zwei antipodiale Vierergruppen, die aus je drei Zellen und einem freien Kern bestehen; die vierte Vierergruppe bildet nur freie Kerne, die sich mit den drei Polkernen vereinigen. Raumverhältnisse, vor allem die doch stark angedeutete Bipolarität dürften die Ausbildung von vier Vierergruppen verhindern.

Ungeklärt nach den hier geäußerten Ansichten erscheint der Embryosack von *Peperomia*. Die vier tetraëdrisch verteilten Makrosporenkerne entwickeln Vierergruppen, aber von ganz abnormem Bau. Warum keine normalen Vierergruppen entstehen, wissen wir einfach nicht. Wahrscheinlich scheint es wohl, eine Entstehung aus dem bei *Piper* und auch in verwandten Familien auftretenden *Lilium*-Typus anzunehmen, im übrigen aber dürfte es vorläufig das richtige sein, einen ähnlichen zurückhaltenden Standpunkt einzunehmen wie JACOBSSON-STIASNY (1916, S. 85), der ein Versuch, die Embryosäcke der Piperaceae in Beziehung zu setzen, verfrüht erscheint. Die von RUTGERS aufgestellte Deutung, die darauf hinausläuft, daß der *Peperomia*-Embryosack eine Kombination von vier reduzierten Embryosäcken mit je zwei mikropylaren und je zwei chalazalen Kernen ist, trägt allzusehr den Stempel der Anpassung an das vom Autor aufgestellte System an sich, um glaubhaft zu sein.

Jedenfalls dürfte auch der Embryosack von *Peperomia* abgeleitet und nicht ein ursprünglicher oder doch ein vom Normal-Typus unabhängig entstandener Typus sein (vgl. dagegen CAMPBELL 1902, ERNST 1908 a, b).

In diesem Zusammenhang kann auch auf die theoretischen Erörterungen hingewiesen werden, die JACOBSSON-STIASNY (1916) der vergleichenden Morphologie und der Entstehung des 16-kernigen Embryosackes widmet. Die Autorin stellt sich dabei vollständig auf den Boden der COULTERSchen Auffassung. Die 16-kernigen Embryosäcke sind für sie aus vier Makrosporen hervorgegangen, deren jede sich weiter entwickelt, aber nicht drei Teilungsschritte durchmacht wie beim Normal-Typus, sondern nur zwei, eine Reduktion, die durch die Konkurrenz der vier sich weiter entwickelnden Makrosporen zu erklären ist. Im ganzen Anschauungen, welche mit den oben geäußerten recht gut im Einklang stehen. JACOBSSON-STIASNY betrachtet nun den 16-kernigen Embryosack als Ausdruck günstiger Ernährungsverhältnisse. Sie stützt sich dabei auf einen Vergleich derjenigen Reihen, in welchen 16-kernige Embryosäcke vorkommen, und sucht die Behauptung zu erweisen, daß in diesen Reihen eine Anzahl Erscheinungen vorkommen, welche dafür sprechen, daß der weibliche Gametophyt tatsächlich der Einwirkung besonders reichlicher Nahrungszufuhr unterliegt. Ein solches Zeichen für günstige Ernährung ist ihr zunächst die häufige Weiterentwicklung mehrerer Zellen einer Makrosporentetrade oder wenigstens das häufige Fluktuieren bei der Auslese der fungierenden Makrospore, das letztere deshalb, weil „bei gesteigerter Aktivität aller Makrosporen kleine Schwankungen der Konstellation bereits hinreichen, eine Lageveränderung der dominierenden Makrospore hervorzurufen“. Ein zweites Merkmal

für die Förderung durch trophische Verhältnisse ist ihr die Förderung der Antipoden, die in verschiedener Weise zum Ausdruck kommen kann, in einer Vermehrung, in einer Vergrößerung dieser Zellen oder selbst schon im vierkernigen Stadium in einer Vergrößerung der beiden chalazalen Kerne. Auch die Ausbildung eines endospermalen Basalapparates und entsprechender haustorieller Bildungen ist als trophische Begünstigung zu betrachten. Diesen Ansichten widerspricht es nach der Meinung der Autorin nicht, daß in den Reihen mit 16-kernigen Embryosäcken auch Reduktionserscheinungen auftreten, so vierkernige Embryosäcke mit unterdrückter Chalazaregion, da diese Reduktionen sekundärer Natur seien, bedingt z. B. durch die Förderung chalazaler Makrosporen, durch Weiterentwicklung von Nuzelluszellen und dergl. Schließlich bringt JACOBSSON-STIASNY auch den Verlust der Reduktionsteilung und in Zusammenhang damit die Erscheinungen von Parthenogenesis und Apogamie mit den günstigen Ernährungsverhältnissen in Verbindung. Dadurch nun, daß die Autorin diese hier genannten Verhältnisse in den Reihen mit 16-kernigen Embryosäcken untersucht, gelangt sie zu der Anschauung, daß auch die Bildung dieser Embryosäcke eine von den Erscheinungen im Bereiche des weiblichen Gametophyten ist, in denen sich ausgiebige Nahrungszufuhr äußert.

Zweifelloos kommt JACOBSSON-STIASNY das Verdienst zu, die Beziehungen der abnormen Embryosacktypen zu trophischen Verhältnissen zur Erörterung gebracht zu haben. Die Methode, welche sie anwendet, um günstige Ernährungsverhältnisse innerhalb der betrachteten Gruppen nachzuweisen, ist allerdings im einzelnen anfechtbar. Insbesondere ist es kaum statthaft, die Erscheinungen der Apomixis in diesem Zusammenhang zu nennen; Parthenogenesis und Apogamie sind zweifellos kein trophisches Problem und der Verlust der Reduktionsteilung keine Mästungserscheinung. Auch dem Versuche, die fluktuierende Auslese der fungierenden Makrospore mit günstigen Ernährungsbedingungen in Beziehung zu bringen, müssen wir zweifelnd gegenüberstehen. PALM (1915) hat die Ansicht geäußert, daß eine fluktuierende Auslese mit der Ausbildung eines mehrzelligen Archesporis in Korrelation steht, und konnte sie durch die statistische Methode wahrscheinlich machen. Was schließlich die Förderung der antipodalen Region, entweder in der Ausbildung der Antipoden selbst oder endospermaler Basalapparate, betrifft, so kommt dieser Erscheinung eine außerordentlich weite Verbreitung zu, sie findet sich auch in verschiedenen Reihen, die keine 16-kernigen Embryosäcke enthalten, zum Teil in sehr ausgeprägter Weise (*Polycarpicae*, *Rhoeadales*, *Guttiferales*, *Rosales*, *Bicornes*, *Tubiflorae* u. a.), so daß wir in ihr kaum eine Parallelerscheinung zur Bildung 16-kerniger Embryosäcke sehen können. Die Methodik, die JACOBSSON-STIASNY anwendet, krankt eben daran, daß sie einige Erscheinungen heranzieht, die wohl in jeder umfangreichen Reihe, die gut durchforscht ist, zu finden sein werden. Jede formenreichere Reihe zeigt eben eine gewisse Mannigfaltigkeit auch im Bereiche des Gametophyten, in jeder solchen lassen sich Formen mit fluktuierender Auslese der Makrosporen und daneben solche mit fixierter Auslese ausfindig machen, ferner Formen mit geförderten und wieder solche mit nicht geförderten Antipoden, Formen mit endospermalem Basalapparat und auch solche ohne diesen. Wenn man nach Korrelationen sucht, welche das Auftreten 16-kerniger Embryo-

säcke erklären sollen, ist es daher methodisch unstatthaft, Reihen zum Vergleich heranzuziehen. Reihen sind aber auch deshalb nicht geeignet, weil nur ein Teil der zu ihnen gerechneten Familien sicher verwandtschaftlich zusammengehört, der andere Teil vorläufig bis zur Erlangung sicherer Beweise der systematischen Stellung bei ihnen untergebracht ist. Diese Bedenken sollen jedoch nicht die Ansicht, daß die Ernährungsverhältnisse bei der Entstehung des 16-kernigen Embryosackes eine Rolle spielen, als unrichtig hinstellen. Im Gegenteil dürften vergleichende Untersuchungen in engeren Verwandtschaftskreisen, Familien und Gattungen die Richtigkeit dieses Gedankens stützen. —

Eine ähnliche Umbildung und Reduktion der Vierergruppen, wie sie hier für *Peperomia* angenommen ist, erscheint unter den Angiospermen nur mehr bei *Plumbagella* durchgeführt. Die Reduktion ist hier wohl eine noch stärkere, indem in der mikropylaren Gruppe nur eine Eizelle und der zugehörige Polkern gebildet wird, während bei *Peperomia* wenigstens noch eine Synergide gebildet wird. Es ist von hohem Interesse, daß *Plumbagella* in doppelter Hinsicht einen am weitesten abgeleiteten Gametophyten-Typus repräsentiert. Einerseits ist bei diesem Typus die Zahl der Teilungen, die von der Makrospore zum fertigen Embryosack führen, unter allen Angiospermen am stärksten herabgesetzt, andererseits ist auch die Vierergruppe, nach den hier vertretenen Anschauungen das typischste Merkmal des Angiospermenembryosackes, sehr stark reduziert. Gerade dieses Zusammentreffen ist wohl geeignet, die Anschauung zu stützen, die in der vollständigen Ausbildung einer Vierergruppe, das ist dreier Zellen und eines freien Kernes, ein primitives Angiospermenmerkmal erblickt.

Anhang:

Phänologie des männlichen und weiblichen Gametophyten

Die Frage, wie sich die Entwicklung des männlichen und des weiblichen Gametophyten in den durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingten rhythmischen Ablauf der Lebenserscheinungen einfügt, ist in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Zunächst ist die „Mikrophänologie“ — ein von SAMUELSSON (1913) vorgeschlagener Ausdruck — ein wichtiger Teil der phänologischen Erscheinungen überhaupt. Die zeitliche Entstehung, die Dauer der Entwicklung des Gametophyten, sein Verhalten in der Zeit der Vegetationsruhe, die Frage, ob frühblühende Pflanzen einheitliches Verhalten zeigen oder nicht, der Vergleich bei Pflanzen in verschiedener geographischer Breite, die Frage schließlich, inwieweit mikrophänologische Erscheinungen für die Systematik von Bedeutung sind, alles dies ist von allgemeinerem Interesse und doch wissen wir über viele der erwähnten Punkte sehr wenig. Untersuchungen, welche diese Dinge zu ihrem Hauptinhalt haben, gibt es wenige, wie CHAMBERLAIN (1898) und DAHLGREN (1915b). Die meisten Angaben stammen aus Notizen, welche die Autoren den Bemerkungen über die Untersuchungstechnik anschließen. —

Die folgende aus der Literatur zusammengestellte Liste ist sicher sehr unvollständig¹⁾. Sie enthält vor allem frühblühende Holzgewächse und geophile Stauden, welche einen großen Teil ihres Lebens im Boden zubringen, wo sie ihre oberirdischen Organe anlegen, um sie bei Eintritt günstiger Lebensbedingungen rasch zur Ausbildung bringen zu können. Diese Liste ist daher nicht imstande, uns ein Bild zu geben, in welcher Zeit sich etwa der männliche und weibliche Gametophyt entwickelt. Sie enthält diejenigen Fälle, wo sich die Gametophytenbildung infolge des Winters durch längere Zeit hinzieht, und ist daher insofern einseitig. Sicherlich geht die Entwicklung des Pollens und des Embryosackes in zahllosen Fällen viel rascher vor sich, aber über diese Fälle fehlen uns genaue Daten fast ganz.

Aus der folgenden Aufzählung geht hervor, daß das Stadium, in welchem die Überwinterung stattfindet, verschieden ist, daß aber im allgemeinen bei jeder Art das Verhalten konstant ist. Immerhin gibt es Pflanzen, die in keinem bestimmten Stadium überwintern und DAHLGREN (1915b) nennt *Stellaria media* als Beispiel einer solchen. Bemerkenswert ist ferner, daß kein einziger Fall bekannt ist, wo die Überwinterung in einem Stadium des Reduktionsvorganges stattfindet. Die Phasen der Reduktionsteilungen werden entweder noch vor dem Winter zu Ende geführt oder im ganzen auf das nächste Frühjahr verschoben. Schließlich dürfen wir mit DAHLGREN (1914, 1915a) darauf Gewicht legen, daß bei einzelnen geophilen Stauden festgestellt ist, daß die Winterruhe keine völlige Unterbrechung des Entwicklungsganges bedeutet. „Mehrere Pflanzen überwintern ohne Zweifel nicht auf einem so ganz bestimmten Stadium, sondern setzen ihre Entwicklung fort, wenn die Erde nur ungefroren bleibt.“

Holzgewächse

Corylus. CHAMBERLAIN (1898) stellte bei *C. americana* in der Mitte des Winters bereits zweikernige reife Pollenkörner fest. Auch DAHLGREN (1915b) fand am 1. XII. bereits zweikernigen Pollen, die generative Zelle war jedoch noch nicht in die vegetative eingewandert. WETZEL (1927) fand, daß bei *C. avellana*, *maxima* und *americana* die Reduktionsteilung schon Anfang August beginnt.

Betula. DAHLGREN (1915b) fand bei *B. odorata* am 15. XII. Pollen mit mindestens einem Kern.

Alnus. CHAMBERLAIN (1898) fand bei *A. glutinosa* in der Mitte des Winters bereits zweikernige reife Pollenkörner. Ebensolche fand DAHLGREN (1915b) bereits am 1. XII. bei *A. incana*. Nach WETZEL (1927) finden bei *Alnus glutinosa*, *rubra*, *cordata*, *subcordata* und *japonica* schon Anfang August die Reduktionsteilungen statt.

Carpinus. MOORE und BENEY (1908) stellten bei *C. caroliniana* am 24. X. Pollenmutterzellen fest; Tetradenbildung wurde jedoch erst am 12. IV., reifer Pollen am 15. IV. beobachtet.

Leitneria. Bei *L. floridana* überwintern die Pollenmutterzellen. Am 21. I. zeigten die Samenanlagen die Entstehung des inneren

¹⁾ Von der Angabe des Beobachtungsortes der untersuchten Arten wurde abgesehen. Dieser dürfte aus der Heimat der Autoren und dem Erscheinungsorte ihrer Veröffentlichung zur Genüge hervorgehen.

Integumentes und es war die Embryosackmutterzelle und Deckzelle ausgebildet; am 26. II. war das äußere Integument ausgebildet und die Embryosackmutterzelle in Synapsis; am 21. und 25. III. vierzelliger Embryosack, am 5. IV. letzter Teilungsschritt im Embryosack, am 7. IV. fertiger Embryosack (W. M. PFEIFFER 1912).

Populus. Bei *P. monilifera* fand CHAMBERLAIN (1898) im Monat Juli sporogenes Gewebe und im Oktober Pollenmutterzellen; in diesem Stadium findet die Überwinterung statt, doch konnte er schon am 25. I. Synapsis beobachten. DAHLGREN (1915b) fand entsprechend diesem Verhalten bei *P. balsamifera* am 23. XI. und bei *P. tremula* am 1. XII. das Stadium der Pollenmutterzellen. MOORE und BENEY (1908) fanden bei *P. deltoides* bereits am 23. X. reifen Pollen. Hinsichtlich der Entwicklung des weiblichen Gametophyten lassen die Beobachtungen GRAFS (1921) erkennen, daß bei *P. tremula* und *canadensis* schon Anfang September subepidermale Archesporzellen nachweisbar sind. Dieser Zustand bleibt längere Zeit erhalten. Deckzellenbildung kann bereits im Dezember stattfinden; Ende Januar und Anfang Februar Tetradenbildung und anschließend daran ziemlich rasche Ausbildung des Embryosackes.

Salix. CHAMBERLAIN (1898) beobachtete bei dieser Gattung, daß Pollenmutterzellen den Winter überdauern. Übereinstimmend fand DAHLGREN (1915b) bei *S. daphnoides* am 23. XI. und bei *S. purpurea* und *repens* am 15. XI. das Stadium der Pollenmutterzellen. RESVOLL (1909) hatte ebenfalls dieses Stadium im Herbst gesehen. Bei *S. caprea* und *lanata* fand sie vereinzelt Tetraden. Die Samenanlagen von *S. caprea* fand DAHLGREN am 15. XII. und diejenigen von *S. fragilis* am 22. I. noch ohne Integument.

Ulmus. Bei *U. americana* erfolgt nach SHATTUCK (1905) wahrscheinlich die Überwinterung im Stadium der Pollenmutterzellen; im ersten Frühling Tetradenbildung und am 16.—18. III. waren zweikernige Pollenkörner vorhanden. Die Samenanlagen dieser Pflanze enthielten am 13. II. eine primäre Archesporzelle, die sich sehr rasch weiter entwickelte; am 17. III. wurde der letzte Kernteilungsschritt im Embryosack beobachtet. DAHLGREN (1915b) beobachtete am 1. XII. Pollenmutterzellen in den Antheren.

Celtis. MOORE und BENEY (1908) fanden bei *C. orientalis* am 24. X. Pollenmutterzellen, am 12. IV. Tetradenbildung und am 15. IV. reifen Pollen.

Viscum. *V. album* überwintert im Zustand der reifen Pollenkörner und des fertigen Embryosackes (SCHÜRHOFF 1922b). Vgl. auch WEFELSCHIED (1911) und HOFMEISTER (1858, 1859).

Hamamelis. Bei *H. virginiana* beginnt die Entwicklung des Archespors in den Antheren bereits Mitte Juni, worauf die Entwicklung sehr rasch vor sich geht. Im Oktober reifer Pollen und es kann bereits zu dieser Zeit die Bestäubung stattfinden. In der Samenanlage wird die Entwicklung im Herbst bis zum Stadium der Embryosackmutterzelle durchgeführt und in diesem erfolgt die Überwinterung (Befruchtung erst im Mai). — Bei *H. arborea* (im Frühling blühend) ist im Herbst bereits fertiger Pollen vorhanden (SHOEMAKER 1905).

Fothergilla. Bei *F. Gardeni* überwintert die Anthere im Stadium der Pollenmutterzellen (SHOEMAKER 1905).

Corylopsis. Bei *C. pauciflora* überwintern reife, zweikernige Pollenkörner und Samenanlagen im Stadium der Embryosackmutterzelle (SHOEMAKER 1905).

Liquidambar. Bei *L. styraciflua* überwintern Staubgefäße, in welchen noch kein Archespor differenziert ist (SHOEMAKER 1905).

Buxus. DAHLGREN (1915b) fand bei *B. sempervirens* am 4. XII. zweikernige Pollenkörner und Embryosackmutterzellen.

Magnolia. Bei *M. virginiana* Anfang Dezember Differenzierung des sporogenen Gewebes in den Antheren, Ende April Synapsis und Anfang Mai heterotypische Teilung der Pollenmutterzellen, am 10. V. Tetraden. Die Samenanlagen, bereits im Dezember angelegt, zeigen Integument und Embryosackmutterzelle erst Mitte April (MANEVAL 1914).

Liriodendron. *L. tulipifera* wie vorige; die Samenanlagen werden Mitte März angelegt und zeigen Integument und Embryosackmutterzelle Mitte April (MANEVAL 1914).

Berberis. Bei *B. repens* fand DAHLGREN (1915b) am 15. XII. bereits das Archespor in den Antheren differenziert und deutliche Samenanlagen.

Ribes. Nach HIMMELBAUR (1912) bei *R. pallidum* (Standort Hamburg) Anlage des weiblichen Archespors Anfang März, Reduktionsteilung im April, fertiger Embryosack Ende April bis Anfang Mai; das männliche Archespor ist bereits im Winter angelegt, Pollentetradenbildung März, fertiger Pollen Ende April.

Prunus. Bei Pflaumenvarietäten stellt DORSEY (1919) fest, daß in den Antheren die Entwicklung im Herbst nur bis zu den Archesporzellen durchgeführt wird und Anfang April erst die Entwicklung weitergeht. Auch RÜHLE (1924) fand im Januar in den Antheren Tapetum und Pollenmutterzellen differenziert; die Ovula waren als Höcker ausgebildet.

Pirus. OSTERWALDER (1910) fand bei *P. communis* am 7. IV. Pollenmutterzellen, am 15. IV. freie Pollenkörner, bei *P. malus* am 13. IV. Pollenmutterzellen, zum Teil Tetraden, am 17. IV. teilweise schon freie Pollenkörner. J. S. SHOEMAKER (1926) sah an frühzeitig gesammeltem Material kultivierter Apfelsorten Pollenmutterzellen vom Tapetum umgeben. Er glaubt, daß in diesem oder einem etwas vorangehenden Stadium Überwinterung stattfindet.

Cercis. Bei *C. canadensis* fanden MOORE und BEHNEY (1908) am 31. X. Pollenmutterzellen, am 17. IV. Kernteilungen in denselben und am 20. IV. reifen Pollen.

Acer. DAHLGREN (1915b) fand bei *A. platanoides* am 21. XII. wahrscheinlich Pollenmutterzellen, Ovula waren angelegt. Nach TAYLOR (1920) reift der Pollen von *A. rubrum*, *platanoides*, *pseudoplatanus* und *Negundo* im Frühling. Bei *A. saccharinum*, welche Art nach TAYLOR als erste blüht, sind im Herbst bereits einkernige Pollenkörner vorhanden; Bildung des generativen und vegetativen Kernes erfolgt erst kurz vor dem Blühen. CARDIFF (1906) fand bei *A. platanoides*, daß die Antheren im Stadium der Pollenmutterzellen den Winter überdauern.

Daphne. DAHLGREN (1915b) fand bei *D. mezereum* bereits am 25. XI. zweikernigen Pollen. Die Embryosäcke sind bei dieser Art schon im Herbst völlig entwickelt (SAMUELSSON 1913, S. 102), ebenso bei *D. laureola* nach HOFMEISTER (1849).

Cornus. Bei *C. florida* fanden MOORE und BEHNEY (1908) am 20. VIII. Pollenmutterzellen, am 22. VIII. dieselben in Teilung, am 24. VIII. reifen Pollen. Ähnliche Beobachtungen bei MORSE (1907), der zur Zeit des Eintrittes des Winters auch schon weit vorgeschrittene Embryosäcke fand.

Loiseleuria. Bei *L. procumbens* fand RÜBEL (1908) bereits im Herbst die Pollenmutterzellen isoliert und die Samenanlagen angelegt.

Epigaea. COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 53) fanden bei *E. sp.* im Herbst bereits befruchtungsreife Embryosäcke (die Bestäubung wahrscheinlich erst im nächsten Frühjahr).

Vaccinium. Bei *V. Oxycoccus*, *uliginosum* und *Vitis idaea* ist im Herbst noch nicht das Stadium der Pollenmutterzellen erreicht. Die Samenanlagen von *V. Myrtillus* dürften wahrscheinlich im Stadium der Embryosackmutterzelle überwintern, während diese bei *V. Oxycoccus*, *uliginosum* und *Vitis idaea* noch nicht nachweisbar ist (SAMUELSSON 1913).

Arctostaphylos. *A. alpina* erreicht in den Samenanlagen im Herbst das Stadium der Embryosackmutterzellen und überwintert in diesem, während *A. uva ursi* dieses Stadium erst im Frühling erreicht (SAMUELSSON 1913).

Ledum. *L. palustre* überwintert mit Samenanlagen, die keine Integumentanlage oder Andeutung einer Embryosackmutterzelle enthalten; jedoch wurden in den Antheren bereits am 27. IX. Tetraden beobachtet; die Pollenkörner waren erst einkernig (SAMUELSSON 1913).

Empetrum. SAMUELSSON (1913) sah am 23. VII. Pollenmutterzellen in Synapsis, am 28. VII. hatte die Tetradenteilung schon stattgefunden, Anfang August war bereits die Exine fertig; zweikerniger Pollen trat jedoch erst im nächsten Frühjahr auf. In den Samenanlagen ist das Integument und die Embryosackmutterzelle bereits Anfang Juli differenziert und Anfang August sind bereits achtkernige Embryosäcke vorhanden.

Diapensia. Bei *D. lapponica* fand SAMUELSSON (1913) Mitte August in den Antheren die Pollenmutterzellen fertig, aber noch nicht isoliert und die Samenanlagen als kleine Höcker. Wahrscheinlich dürfte die Entwicklung im Herbst nicht viel weiter gehen, da die Tetradenbildung des Pollens erst kurz vor der Anthese vor sich geht.

Fraxinus. Bei *F. americana* Pollenmutterzellen zwischen 23. X. und 15. XI. beobachtet durch MOORE und BEHNEY (1908). Bei *F. excelsior* ist zeitlich im Frühjahr der weibliche Gametophyt sehr klein (höchstens zweikernig); die weitere Entwicklung dauert ungefähr 10—12 Tage.

Stauden

Asarum. SAMUELSSON (1914) stellte schon Mitte September einkernigen Pollen fest; DAHLGREN (1915b) fand am 30. XI. auch zweikernige, in denen die generative Zelle jedoch noch nicht in die vegetative eingedrungen war.

Adonis. Bei *A. vernalis* fand DAHLGREN (1915b) am 30. I. unbedeutend entwickelte Samenanlagen und in den Antheren wahrscheinlich Pollenmutterzellen.

Anemone. DAHLGREN (1915b) fand bei *A. hepatica* am 10. XI. zweikernigen Pollen und fertige Embryosäcke mit mehrkernigen Antipoden.

A. ranunculoides zeigte am 15. XI. Embryosackmutterzellen und in mehreren Antheren Tetradenteilungen. Im Februar bei eingetretenem Tauwetter wurden einkerniger Pollen und Embryosackmutterzellen zum Teil in Prophase beobachtet. CHAMBERLAIN (1898) fand bei *Hepatica acutiloba* am 27. IX. Pollenmutterzellen und an im Frühling bei noch gefrorenem Boden gesammeltem Materiale stellte er fertigen Pollen und befruchtungsreife Embryosäcke fest. Vgl. über diese Pflanze auch MOTTIER (1895).

Pulsatilla. Bei *P. vernalis* am 1. II. Pollenmutterzellen und Embryosackmutterzellen von DAHLGREN (1915 b) beobachtet.

Eranthis. Bei *E. hiemalis* fand DAHLGREN (1915 b) am 15. XI. einkernigen Pollen und Embryosackmutterzellen; am 4. II. waren die Pollenkörner z. T. zwei- und die Embryosäcke vierkernig. Vgl. auch HUSS (1906).

Helleborus. Bei *H. graveolens*, *niger* und *viridis* sah DAHLGREN (1915 b) am 14. XII. einkernige Pollenkörner und Embryosackmutterzellen. Ebenso war bei *H. foetidus* der Pollen einkernig.

Podophyllum. COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 31) vermuten, daß die Antheren von *P. peltatum* im Stadium der Pollenmutterzellen überwintern.

Sarracenia. Im Herbst schreitet die Entwicklung der Antheren bis zur Ausbildung der parietalen und sporogenen Schichten fort; aus den letzteren werden erst im Frühjahr einerseits das Tapetum, andererseits die Pollenmutterzellen differenziert. Die Samenanlagen überdauern den Winter als kleine Höcker, in welchen noch keine Archespoorzelle zu erkennen ist (SHREEVE 1905, 1906).

Sanguinaria. Bei *S. canadensis* werden die Pollenkörner schon im Herbst gebildet (SURFACE 1905); vgl. auch SHAW (1904).

Corydalis. DAHLGREN (1915 b) fand bei *C. solida* am 4. II. einkernigen Pollen und zweikernige Embryosäcke. Bei *C. fabacea* am 15. XI. einkernige Pollenkörner, Makrosporenmutterzellen (vielleicht auch eine Tetrade; im Februar zweikernige Embryosäcke). *C. nobilis* war am 15. XI. wenig entwickelt.

Oxalis. Bei *O. Acetosella* fand DAHLGREN am 1. XII. Antheren und Samenanlagen angelegt.

Viola. Bei *V. hirta* fand DAHLGREN (1915 b) am 15. XI. einkernigen Pollen und Embryosackmutterzellen und am 31. I. keine bemerkenswerte Veränderung. Bei *V. odorata* am 25. XI. einkernigen Pollen und vereinzelt Makrosporentetraden.

Primula. DAHLGREN (1914, 1915 b) fand bei *P. officinalis* durch allmonatlich wiederholte Untersuchung, daß die Pollenentwicklung „während der ganzen kalten Jahreszeit fortgesetzt wird, wenn nur die Erde nicht gefroren ist“; Mitte November gingen im Archespo Teilungen vor sich, Anfang Dezember waren die Pollenmutterzellen fertig, Ende Februar fanden Tetradenteilungen statt.

Pulmonaria. Bei *P. officinalis* fand DAHLGREN (1915 b) am 25. XI. Pollenmutterzellen, Ovulum ohne Integument.

Physoclaena. Bei *P. orientale* fand DAHLGREN (1915 b) am 15. XI. Pollenmutterzellen, am 31. I. noch dasselbe Stadium.

Scopolia. Bei *S. carniolica* fand DAHLGREN (1915 b) am 15. XI. Pollen- und Embryosackmutterzellen, am 31. I. noch dasselbe Stadium.

Adoxa. Bei *A. moschatellina* zeigen nach LAGERBERG (1909) die größten der Antheren vor Eintritt des Winters ein von den Wand-schichten deutlich abgegrenztes sporogenes Gewebe. Da unmittelbar nach der Schneeschmelze fertige Pollenmutterzellen festzustellen sind, scheint es LAGERBERG sehr wahrscheinlich, daß Teilungen in den sporogenen Zellen während des ganzen Winters vor sich gehen. Ende April zeigen sich fertige Pollenkörner, eine Woche später entsteht die generative Zelle und bald darauf die Spermazellen. Die Samenanlagen treten erst im Frühling auf; Tetradenbildung Mitte Mai.

Tussilago. Bei *T. farfara* fand DAHLGREN (1915 b) am 7. XI. zweikernige Pollenkörner und in den Samenanlagen mindestens schon Tetraden.

Uvularia. ALDEN (1912) sah bei *U. sessiliflora* am 1. VIII. die Differenzierung von sporogenen und parietalen Schichten in den Antheren vor sich gehen; Mitte September war die Bildung der Pollenmutterzellen abgeschlossen und in der zweiten Hälfte des Oktobers waren Stadien der Tetradenbildung zu sehen. Die Überwinterung findet im Stadium der einkernigen Pollenkörner statt; die weitere Entwicklung erst im April des nächsten Jahres. Das weibliche Archospor wird Anfang März ausgebildet und Ende April findet die Reduktionsteilung statt.

Erythronium. Bei *E. americanum* und *album* im Herbst Embryosackmutterzelle beobachtet, im Dezember in den Antheren Tetraden (SCHAFFNER 1901).

Tulipa. Nach NEWTON (1926) erfolgt in den Embryosackmutterzellen die Reduktionsteilung in der Zeit des Aufblühens oder später. Dagegen geht in den Pollenmutterzellen die Reduktionsteilung bei vielen Arten im Spätsommer, bei anderen später vor sich. Man kann diesbezüglich eine Reihe aufstellen, welche von September bis März reicht, ohne daß jedoch ein klarer Zusammenhang zwischen dem frühen Blühen und der frühen Pollenentwicklung bestünde. Zwischen Exemplaren der gleichen Varietät herrscht unter gleichen Bedingungen Übereinstimmung.

Trillium. ATKINSON (1899) fand, daß *T. grandiflorum* an günstig gelegenen Stellen schon gegen Ende September reife Pollenkörner ausbildet. Bei *T. sessile* var. *giganteum* werden nach BRANDT (1916) im Mai in den Antheren die Archosporzellen angelegt; Ende August wird das Antherentapetum gebildet; im Oktober oder November teilen sich die Pollenmutterzellen und im November oder Dezember ist der Pollen reif. Die Embryosackmutterzellen sind kurz vor der Teilung der Pollenmutterzellen differenziert und verändern sich sehr wenig, bis die jungen Triebe über der Erde erscheinen. Bei *T. ovatum* fand BRANDT im August bis September sich teilende Embryosackmutterzellen und am 1. XI. reifen Pollen. Die Embryosackmutterzellen entwickeln sich rascher als bei *T. sessile* var. *giganteum*.

Bulbocodium. DAHLGREN (1915 b) fand bei *B. vernum* am 25. XI. zweikernigen Pollen und vierkernige Embryosäcke.

Merendera. DAHLGREN (1915 b) fand bei *M. sobulifera* am 7. XI. zweikernigen Pollen.

Muscari. DAHLGREN (1915 b) fand am 15. XI. bei *M. botryoides* einkernigen Pollen und einen zweikernigen Embryosack, bei *M. commutatum* Pollen, der wahrscheinlich einkernig war, und Embryosackmutterzellen.

Scilla. Bei *S. sibirica* fand DAHLGREN (1915b) am 15. XI. zweikernige Pollenkörner und vierkernige Embryosäcke.

Ornithogalum. Bei *O. Kotschyianum* fand DAHLGREN (1915b) am 15. XI. teilweise vierkernige Embryosäcke.

Gagea. *G. lutea* enthielt am 15. XI. nach DAHLGREN (1915b) Pollenmutterzellen in Prophase und Ovula mit subepidermaler Archesporezelle und ohne Integument. SAKAMURA und STOW (1926) fanden im Dezember in einem Boden von 1°—2° C bei dieser Pflanze die Pollenmutterzellen in Meiosis. Vgl. ferner STENAR (1927b).

Galanthus. Recht vollständige Daten bringt STENAR (1925b) über *G. nivalis*:

13. IX.: Im Nuzellus (das innere Integument sichtbar) subepidermale Archesporezelle; Pollenmutterzellen in Synapsis, Antherentapetumzellen zweikernig.

24. IX.: Deckzellbildung (beide Integumente vorhanden); Pollentetradenbildung vollendet.

Ende September oder Anfang Oktober: Reduktionsteilungsschritte; Pollen einkernig.

8. X., 16. X., 23. X.: Einkerniger Embryosack; Pollen einkernig.

5. XI., 14. XI.: Zweikerniger Embryosack; vereinzelt die zwei Kerne in Teilung und vierkerniger Embryosack.

10. XII.: Vierkerniger Embryosack; Pollen mit vegetativem und generativem Kern.

31. I.: Vorwiegend vierkernige Embryosäcke, z. T. im letzten Teilungsschritt, fertige Embryosäcke und dazwischenliegende Stadien.

Ende März oder Anfang April: Fertige Embryosäcke.

Es zeigt sich somit, daß in Schweden „der Embryosack nicht während der ersten Wintermonate fertig ausgebildet ist, sondern daß wenigstens die dritte Teilung im Embryosack und die Ausdifferenzierung von Eiapparat und Antipodenzellen sowie die Vereinigung der Polkerne im Laufe des Winters erfolgen“.

Leucojum. Nach HOFMEISTER (1861) bei *L. vernum* schon im Spätherbst fertige Embryosäcke; vgl. auch STENAR (1925b). DAHLGREN (1915b) fand bei *L. vernum* schon am 15. XI. zweikernigen Pollen und achtkernige Embryosäcke.

Narcissus. Bei einer im Freien kultivierten Art fand STENAR (1925b) am 25. X. Embryosackmutterzellen in Synapsis und einkernigen Pollen; am 2. XI. im Nuzellus Tetradenbildung und ein- oder zweikernige Embryosäcke, am 14. XI. meist zwei-, aber auch vierkernige Embryosäcke.

Luzula. Bei *L. pilosa* fand DAHLGREN (1915b) am 15. XI. nur die einzelnen Blütenteile angelegt. BRENNER (1922) fand in Knospen dieser Pflanze, die im Frühjahr dem noch gefrorenen Boden entnommen wurden, in den Antheren das sporogene Gewebe von den parietalen Schichten differenziert. Die Samenanlagen waren ganz unbedeutende Höcker.

Crocus. Nach HIMMELBAUR (1926) finden sich bei den im Herbst blühenden *C. sativus* zu Ende August und Anfang September in den jungen Samenanlagen Stadien bis zum einkernigen Embryosacke, ein Monat später die folgenden Stadien bis zum achtkernigen Stadium. Nach DAHLGREN (1915b) sind bei den im Frühling blühenden *C. reticulatus*, *susianus*, *Thomasiianus* und *vernus* die Embryosäcke vor Beginn des

Winters achtkernig; er fand ferner am 15. XI. bei *reticulatus* und am 25. XI. bei *C. Tomasianus* zweikernigen Pollen. Daß bei *C. vernus* schon im Herbste völlig entwickelte Embryosäcke vorhanden sind, war schon HOFMEISTER (1858, 1859) bekannt.

Carex. Die von HEILBORN (1918) untersuchten Arten überwintern im Stadium der Pollenmutterzellen.

Cypripedium. Bei *C. calceolus* schienen DAHLGREN (1915 b) am 15. XI. Pollenmutterzellen vorhanden zu sein.

Orchis. DAHLGREN (1915 b) fand am 12. XI. bereits Samenanlagen angelegt, Pollenmutterzellen waren wahrscheinlich noch nicht angelegt.

Himantoglossum. Bei *H. hircinum* werden nach K. HEUSSER (1914) die Pollenmutterzellen schon vor Eintritt des Winters ausgebildet. Tetradenbildung im Frühjahr.

Coeloglossum. DAHLGREN (1915 b) schienen am 12. XI. bei *C. viride* Pollenmutterzellen vorhanden zu sein.

Platanthera. DAHLGREN (1915 b) schienen bei *P. bifolia* am 12. XI. die Pollenmutterzellen noch nicht fertig zu sein.

Listera. Bei *L. ovata* stellte DAHLGREN (1915 b) am 15. XI. ausgebildete Pollentetraden mit zweikernigem Pollen fest. Samenanlagen waren angelegt.

Coralliorrhiza. Bei *C. innata* war nach DAHLGREN (1915 b) im August das Archespor der Antheren deutlich zu erkennen; junge Samenanlagen vorhanden.

Arisaema. Bei *A. triphyllum* sah ATKINSON (1899) im Herbste in den Antheren Tetradenteilung oder Prophasen hierzu.

Symplocarpus. Bei *S. foetidus* im Herbst Pollenmutterzellen (DUGGAR 1900).

C. Befruchtung

1. Der Pollenschlauch

Das Leben des männlichen Gametophyten zerfällt in zwei Abschnitte dadurch, daß dem Reifen des Pollenkornes ein kürzeres oder längeres Ruhestadium folgt. In diesem besitzt das Pollenkorn eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse. Es kann relativ hohe Temperaturen vertragen, ohne seine Keimfähigkeit zu verlieren (RITTINGHAUS 1886 b) und ebenso ist es gegen das Austrocknen außerordentlich resistent, wogegen der Pollenschlauch gegen dieses überhaupt keine Resistenz besitzt (PFUNDT 1910). Die Dauer der Pollenruhe ist bei verschiedenen Pflanzen recht verschieden. Nach RITTINGHAUS schwankt der Zeitraum, innerhalb dessen trockener Pollen seine Keimfähigkeit bewahrt, zwischen 17 und 66 Tagen und mag im Durchschnitt 30—40 Tage betragen. MANGIN (1886) fand bei den von ihm untersuchten Pflanzen, daß der Pollen 1—80 Tage entwicklungsfähig bleibt. HOLMAN und BRUBAKER (1926), die auch die Literatur über diesen Zweig der Pollenphysiologie in sehr gründlicher Weise berücksichtigen, fanden, daß der Pollen von *Typha latifolia*, über Calcium-

chlorid konserviert, noch nach 336 Tagen auskeimt. Dagegen zeigen Gramineen einen auffallend kurzlebigen Pollen.

Mit dem Keimen des Pollenkornes beginnt der zweite Abschnitt im Leben des männlichen Gametophyten, der Pollenschlauch¹⁾. Dieser ist charakterisiert durch eine bedeutende Längenausdehnung, die in manchen Fällen 20 cm und mehr beträgt; ferner durch ein eigentümlich fortschreitendes Wachstum, in dessen Verlauf immer nur ein verhältnismäßig kleines Stück des Vorderendes von lebendem Zellinhalt erfüllt ist, während die weiter rückwärts, d. i. gegen das Pollenkorn zu gelegene Region nur leere Membran ist. Wenn also der Pollenschlauch am Ovulum angelangt ist, besteht mit dem Pollenkorn auf der Narbe keine Verbindung durch lebendes Zytoplasma mehr; eine schon von HOFMEISTER (1861) hervorgehobene Tatsache (vgl. auch WEATHERWAX 1919, S. 78). In den meisten Fällen findet im Pollenschlauche ein Abschluß des lebenden Teiles desselben von dem vom Zytoplasma verlassenen statt, indem von Zeit zu Zeit Kallosepfropfen angelegt werden, die in der Regel auf der Innenwand des Schlauches zunächst als ringförmige Verdickung entstehen, die sich allmählich bis zum völligen Abschluß verbreitert (vgl. KIRKWOOD 1907a). Die Bildung des Kallosepfropfens kann aber auch in der Weise vor sich gehen, daß eine einseitige Anlagerung auf der Innenwand des Pollenschlauches stattfindet, die sich so lange vergrößert, bis sie die gegenüberliegende Wand erreicht, so beobachtet von GUÉGUEN (1901, S. 288) bei *Convallaria majalis* und von BOBILIOFF-PREISSER (1917) bei *Narcissus*. Vgl. auch Abb. 30, Fig. 6—10.

Die Membran des Pollenschlauches ist stets nur eine Ausstülpung der Intine des Pollenkornes. Über ihre stoffliche Zusammensetzung scheint in mancher Hinsicht noch Unklarheit zu bestehen, wenn auch die meisten Autoren Zellulose annehmen. Immerhin finden sich auch anders lautende Angaben. TOMASCHEK (1889) gibt z. B. für *Colchicum* an, daß die Verdickungsschichten erst dann die Zellulosereaktion erkennen lassen, wenn der Pollenschlauch kurze Zeit mit Kalilauge gekocht worden ist; er schließt ferner auf eine Kutinisierung, die den Pollenschlauch auf seinem langen Wege gegen zerstörende Einflüsse resistenter machen und so das Zytoplasma schützen soll; in Kalilauge gekocht und sodann mit Jod und Schwefelsäure behandelt, werde die mittlere Schichte trübviolett, die dem Protoplasma anliegende Lage der Verdickungsschichte schwach blau und die ursprüngliche Membran des Pollenschlauches dunkelblau gefärbt. PALLA (1890), der Pollenschläuche von *Leucojum*, *Galanthus*, *Scilla*, *Hyacinthus* u. a. in Kultur untersuchte, fand dagegen überall positive Zellulosereaktion durch Chlorzinkjod. Nach BLOURGE (1892)

¹⁾ Im allgemeinen pflegt man G. AMICI die Entdeckung des Pollenschlauches zuzuschreiben, da dieser Forscher ihn bei einer *Portulaca* 1823 beschrieben hat. Sicher war AMICI der erste, der sich eingehender mit der Frage nach der Befruchtung befaßte und das Eindringen des Pollenschlauches in die Samenanlage sah. SVEDELIUS (1924, S. 5) weist jedoch darauf hin, daß schon LINNÉ in seiner 1760 der kais. Akademie in Petersburg vorgelegten Abhandlung „Sexus plantarum“ ausführlich den Befruchtungsvorgang bei einer *Amaryllis*-Art schildert. Er hatte nämlich bemerkt, daß nach dem Entleeren des Pollens auf die Narbe zuletzt feine Kanäle oder opake Streifen langsam von der Narbe zu den Samenanlagen hinabkriechen. Nach STENAR (1925 b) ist die von LINNÉ untersuchte *Amaryllis*-Art *Sprekelia formosissima*.

besteht die Wand des Pollenschlauches im allgemeinen aus Zellulose, zum wenigsten in ihrer inneren Lage, wenn sie geschichtet ist; die äußere besteht oft aus Pektin, bisweilen aus Zellulose.

Daß die Spitze des Pollenschlauches besonderes Verhalten zeigen werde, ist wohl von vorneherein wahrscheinlich, einerseits mit Rücksicht auf die Tatsache, daß hier das Wachstum erfolgt (ACQUA 1891), andererseits weil hier die Entleerung des Inhaltes stattfindet. Dieses Entleeren

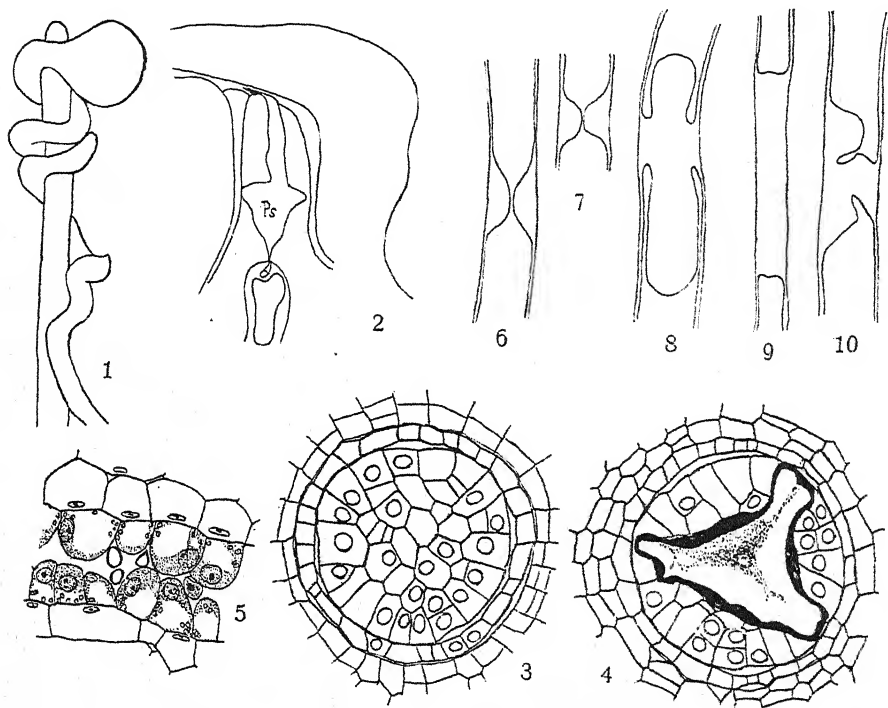


Abb. 30. Fig. 1. Keimender Pollen auf einer Narbenpapille bei *Primula officinalis*. — Fig. 2—5. *Cyclanthera eximiosa*. Fig. 2. Längsschnitt durch die Mikropylargegend des Ovulums, den in der Verlängerung des Nuzellus sich erweiternden Pollenschlauch (Ps) zeigend; Fig. 3. Querschnitt durch die Verlängerung des Nuzellus vor der Befruchtung; Fig. 4. ebenso nach der Befruchtung; Fig. 5. Leitendes Gewebe in den Falten der Plazenta, Pollenschläuche quer getroffen. — Fig. 6—10. Pfropfenbildung im Pollenschlauch von *Sarcodes sanguinea*. — Fig. 1 nach DAHLGREN, Fig. 2—5 nach KIRKWOOD, Fig. 6—10 nach N. OLIVER. — Vergrößerung: Fig. 1 880 fach, Fig. 2 schwach, Fig. 3—5 440 fach, Fig. 6—10 400 fach.

erfolgt normalerweise im Embryosack, aber in künstlichen Kulturen, wie verschiedene Beobachter angeben, von selbst, d. h. durch ganz geringfügige chemische oder mechanische Reize; „oft genügt schon eine kleine Erschütterung des Präparates“ (PALLA 1890; vgl. auch BOBILIOFF-PREISSER 1917). Nach ISHIKAWA (1918) besteht nun die Wand des Pollenschlauches an der Spitze aus Zellulose und Pektinstoffen.

Das Zytoplasma des Pollenschlauches ist im allgemeinen feinkörnig (über seine Verteilung in gekrümmten Teilen des Pollenschlauches

vgl. MITSCHKA 1898)¹⁾. Es zeigt in Kulturen vielfach lebhafte Strömung (vgl. darüber u. a. BOBILIOFF-PREISSER 1917) und in ihm können verschiedene Inhaltskörper auftreten, vor allem Stärke. MANGIN (1886) hat die Bedeutung dieser darin gesehen, daß stärkehaltiger Pollen nicht auf die Nahrungsaufnahme von außen angewiesen ist. Kleine, stark lichtbrechende Inhaltskörper im Pollenschlauch, die fortwährend oder mit Unterbrechungen in die Kulturflüssigkeit ausgestoßen werden, beschreibt GREEN (1894). Bei *Narcissus* sah dieser Autor, daß dieses Ausstoßen durch einen Porus mit deutlich begrenztem Rande an der Spitze des Pollenschlauches erfolgt²⁾. In den Pollenkörnern und Pollenschläuchen von Asclepiadaceae treten nach GUIGNARD (1922b) spindelförmige Inhaltskörper auf, die Eiweißkristalloide sind. Ihrer Entstehung nach gehen sie aus Plastiden hervor, die in den jungen Mikrosporten ausgebildet werden.

Im Pollenschlauche treten entweder freie Kerne auf oder es sind generativer Kern und Spermakerne von deutlich begrenztem Eigenplasma umgeben. Was zunächst die Zahl der Kerne betrifft, so ist die Dreizahl das gewöhnliche; das Auftreten von mehr als drei kommt vor, ist aber als Abnormität zu betrachten. Einen hierher gehörigen Fall hat bereits STRASBURGER (1884a) bei *Ornithogalum* sp. beschrieben, wo vereinzelt vier Kerne im Pollenschlauche auftraten, und SCHNIEWIND-THIES (1901) sah ausnahmsweise in einem gekeimten Pollenkorn von *Scilla sibirica* fünf Kerne. SUESSENGUTH (1923) sah in Pollenschläuchen von *Spathoglottis* mitunter vier bis fünf Kerne; in einem Falle beobachtete er sogar acht Kerne, also diejenige Zahl, welche der weibliche Gametophyt normalerweise erreicht. Ebenso können bei *Vincetoxicum nigrum* vereinzelt Pollenschläuche auftreten, die außer einem vegetativen vier Spermakerne enthalten. GUIGNARD (1922a), dem wir diese Beobachtung verdanken, vermutet, daß in diesem Falle der generative Kern zwei Teilungsschritte durchgemacht hat. Daß sich der vegetative Kern im Pollenschlauche teilt, ist bei *Aclepias*, *Eichhornia*, *Hemerocallis* und *Lilium* gelegentlich beobachtet worden (vgl. darüber COULTER und CHAMBERLAIN 1903, S. 135 und STRASBURGER 1908, S. 544). In neuerer Zeit sah ferner DAHLGREN (1916) bei *Primula officinalis* eine vermutlich durch Amitose zustande gekommene Verdoppelung des vegetativen Kernes und LAGERBERG (1909) beobachtete bei *Adoxa* eine nicht vollendete Durchschnürung desselben. Bei *Lilium candidum* findet nach HERRIG (1922) häufig eine Fragmentation des vegetativen Kernes im Pollenschlauche statt.

Wie schon in anderem Zusammenhang erwähnt wurde, wird der generative Kern entweder schon im Pollenkorn oder erst im Pollenschlauche geteilt. Im allgemeinen dürfte das Verhalten innerhalb derselben Art konstant sein. Daß aber auch variables Verhalten vorkommt,

¹⁾ Nach SEIFRIZ (1921, S. 291) ist es äußerst dünnflüssig, hat also sehr kleine Viskosität. Zytoplasma, das aus Pollenschläuchen ausgetreten ist, erweist sich in vielen Fällen als mit Wasser mischbar, bildet also eine Ausnahme von der Regel, daß Zytoplasma mit Wasser unmischbar ist.

²⁾ Vgl. auch HOFMEISTER (1858, S. 173): „Dagegen zeigten sich die Pollenschlauchspitzen einiger Gewächse mit Tüpfeln versehen: mit engen, durch die Verdickungsschichten bis auf die primäre dünne geschlossene äußere Haut des Schlauches zuführenden Kanälen (*Godetia*, *Oenothera*, *Crocus*).“

zeigte FRISENDAHL (1912, S. 47) für *Myricaria germanica*, wo die Teilung der generativen Zelle etwa ebenso oft im Pollenkorn wie im Pollenschlauche stattfinden kann. Bei dieser Pflanze sind ferner die Spermakerne im Pollenschlauch häufig nackt, aber auch oft mit deutlichem, schwach färbbarem Eigenplasma umgeben. Ferner sah DAHLGREN (1916), der den Inhalt des Pollenkornes von *Primula officinalis* auf der Narbe verfolgte, daß sich die beiden Spermakerne entweder innerhalb des Pollenkornes oder im Pollenschlauch bilden. Die im Pollenkorn auftretenden Spermakerne entbehren fast immer des Eigenplasmas, im Pollenschlauche wurden ein paarmal Zellen beobachtet.

Ziemlich widersprechende Angaben liegen über das Vorkommen von Spermazellen im Pollenschlauche vor. Bei *Lilium martagon* sah GUIGNARD (1889), daß sich die generative Zelle im Pollenschlauche mit Hilfe einer Zellplatte in zwei deutliche Spermazellen teilt. Gegenüber diesem Befunde haben jedoch KOERNICKE (1906), STRASBURGER (1908) und NAWASCHIN (1910) festgestellt, daß während der Teilung des generativen Kernes das ihn umgebende Zytoplasma seine Abgrenzung gegen das Zytoplasma des Pollenschlauches verliere, so daß nach der Teilung nur nackte Spermakerne nachzuweisen sind. Im einzelnen gehen die Befunde dieser drei Autoren allerdings etwas auseinander. Nach KOERNICKE soll die Abgrenzung der generativen Zelle schon in der Prophase, nach STRASBURGER in der Metaphase und nach NAWASCHIN während der Telophase aufhören. In neuerer Zeit hat demgegenüber wieder WELSFORD (1914, S. 267) behauptet, daß bei *Lilium martagon* und *auratum* die im Pollenschlauche stattfindende Teilung doch zur Bildung von Spermazellen führen kann. Wir sehen also, daß selbst bei einer und derselben Art über die Existenz und Resistenz der Spermazellen im Pollenschlauch keine vollkommene Klarheit herrscht. Vielleicht können aber auch die Befunde so gedeutet werden, daß bald Spermazellen gebildet werden, bald ihre Bildung unterbleibt und in letzterem Falle das Zytoplasma der generativen Zelle bald etwas früher, bald etwas später seine Selbständigkeit verliert. Der Kernteilungsvorgang in der generativen Zelle zeigt übrigens ebenfalls manche etwas variable Verhältnisse. Die achromatische Spindelfigur ist oft mangelhaft ausgebildet oder fehlt gänzlich, so daß der Gedanke erörtert wurde, daß vielleicht die Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne durch Eigenbewegungen der Chromosomen zustande kommt (vgl. NAWASCHIN 1910, WELSFORD 1914).

Hinsichtlich des Vorkommens von Spermakernen oder Spermazellen im Pollenschlauche im allgemeinen hat STRASBURGER (1908, S. 534) die Vermutung ausgesprochen, daß das Vorkommen individualisierter Spermazellen im Pollenschlauch an die Teilung der generativen Zelle im Pollenkorn geknüpft sei. Wie aus dem folgenden hervorgehen wird, handelt es sich da nur um eine Regel mit Ausnahmen.

Das recht variable Verhalten der Kerne im Pollenschlauche, insbesondere der Gametenkerne oder -zellen möge im folgenden durch eine Anzahl von Beispielen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen beleuchtet werden. Bei *Chlorophytum Sternbergianum* erfolgt die Teilung des generativen Kernes im Pollenschlauche und während derselben verschwindet „die ihn bergende langgestreckte Zelle“ (STRASBURGER 1888). In ähnlicher Weise verhält sich *Nicotiana tabacum* (GUIGNARD 1902a),

wo die generative Zelle sich im Pollenschlauch während des Eindringens desselben in das leitende Gewebe des Griffels teilt. Anfangs wandert der vegetative Kern an der Spitze und die generativen Zellen folgen in verschieden großem Abstände, wogegen diese in der Nähe des Ovulums voran sind. Bei *Datura laevis* ist dagegen der Zeitpunkt der Kernteilung in der generativen Zelle weniger fixiert und dann, wenn die Teilung stattfindet, hat der vegetative Kern oft sein ursprüngliches Aussehen verloren und die Gestalt eines ziemlich langen, mit Knoten versehenen Fadenstückes angenommen. Später ist er zerfallen und die generativen Kerne sind auch nicht mehr von eigenem Zytoplasma umgeben. Ein solcher Verlust von eigenem Zytoplasma im Pollenschlauch kann aber auch dann eintreten, wenn schon im Pollenkorn die Teilung der generativen Zelle in zwei Spermazellen stattgefunden hat, wie es z. B. nach GUIGNARD (1899 d) bei *Najas major* der Fall ist und wohl auch bei *Silphium* (MERRELL 1900). Von den zahlreichen Fällen, in denen überhaupt nur nackte Spermakerne im Pollenschlauche gesehen wurden, seien als Beispiele genannt: *Alisma plantago* (SCHAFFNER 1896), *Sagittaria* (SCHAFFNER 1897 a), *Malvastrum peruvianum* (STENAR 1925 b, Fig. 50), *Thismia Luetzelburgii* (GOEBEL und SUESSENGUTH 1924), *Lobelia erinus* (ARMAND 1912), *Clivia nobilis* (HERRIG 1922).

Gerade in neuerer Zeit scheinen sich aber diejenigen Fälle zu mehren, in denen deutliche Spermazellen im Pollenschlauche gesehen wurden. So sah ISHIKAWA (1918) bei *Oenothera nutans* und *pyncocarpa* den generativen Kern und bisweilen beide Spermakerne in einer deutlichen Plasmascheide eingebettet. Möglicherweise ist auch seine Beobachtung von besonderem Interesse, daß dieses Eigenplasma an dem vorderen Ende dichter angehäuft war als am hinteren Ende. Dagegen haben weder MODILEWSKI (1909 a) noch GEERTS (1909) bei *Oenothera biennis* oder *Lamarckiana* eine solche Plasmascheide beschrieben oder abgebildet. HERRIG (1919) fand bei *Butomus umbellatus* und *Echeveria Desmatiana* deutliche Spermazellen im Pollenschlauch und bei *Lilium candidum* sah er entweder eine zweikernige Spermazelle oder zwei Spermazellen oder auch zwei nackte Spermakerne. Bei *Elodea canadensis* konnte WYLIE (1904) im Pollenschlauch Spermazellen bis zur Mikropyle hin verfolgen. Bei *Asclepias Cornuti* treten nach FINN (1925) die beiden Spermazellen manchmal nahe beisammen, manchmal mehr oder weniger weit voneinander entfernt im Pollenschlauch auf; sie bewahren dabei ihre Struktur (vgl. S. 45, Abb. 4, Fig. 7 u. 8) samt ihren schwanzartigen Fortsätzen und ihr färberisches Verhalten. Es seien ferner noch die Spermazellen in den Pollenschläuchen von *Lupinus luteus*, *Narcissus incomparabilis* und *Crocus vernus* erwähnt, in denen RUHLAND und WETZEL (1924) Chloroplasten von sehr geringer Größe mit Sicherheit nachweisen konnten und die ältere Angabe über *Endymion nutans*, wo GUIGNARD (1899 c) noch in dem am Embryosack eintreffenden Pollenschlauchende deutliche Spermazellen feststellen konnte, die erst im Embryosack ihr Eigenplasma verlieren. Bei *Ulmus montana* hat LAGERBERG (1909) sehr gut abgegrenzte Spermazellen gesehen, die schon im Pollenschlauch entstanden waren und ihre Individualität während ihres Transportes durch den Pollenschlauch bewahrten. Diese Angabe, ferner die Feststellung, daß ein schwach färbbarer vegetativer Kern an der Spitze des vordringenden Pollenschlauches nachweisbar ist, macht die Angaben

SHATTUCKS (1905) über *Ulmus americana* etwas unsicher, wo die Spermakerne ihr Eigenplasma beim Eintritt in den Pollenschlauch verlieren und der vegetative Kern überhaupt nicht in diesen hineingelangen soll. Möglicherweise ist von SHATTUCK hier die Existenz von Spermazellen im Pollenschlauche übersehen worden; denn nach dem Eintritt in den Embryosack scheinen die Spermakerne doch so etwas wie Eigenplasma zu besitzen, wie aus der Bemerkung SHATTUCKS hervorgeht: „After entering the sac the nuclei . . . begin to gather a small amount of cytoplasma around them“. Von Interesse sind ferner noch die Beobachtungen LAGERBERGS an einer *Viola* sp., wo die Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch vor sich geht und deutlich abgegrenzte Spermazellen gebildet werden. Im Gegensatz zu der oben erwähnten Regel STRASBURGERS, daß das Vorkommen individualisierter Spermazellen im Pollenschlauch an die Teilung der generativen Zelle im Pollenkorn geknüpft sei, zeigt sich also bei *Viola*, „daß die Individualität der generativen, resp. der Spermazellen nicht notwendig verloren geht, wenn die Teilung der ersteren in den Pollenschlauch verlegt ist“.

Schließlich mag noch das eigentümliche Verhalten von *Myosurus minimus* angeführt werden. Bei dieser Pflanze geht nach TSCHERNOJAROW (1926) in der generativen Zelle des Pollenkorns die Kernteilung vor sich, die die beiden Spermakerne erzeugt. Die generative Zelle bleibt erhalten und tritt auch im Pollenschlauch und sogar im Embryosack auf, ohne daß eine Zellteilung erfolgt; sie erfährt nur eine Einschnürung in der Mitte und wird biskuitförmig. Allerdings eine merkwürdige Zelle. Ihr Zytoplasma bleibt „bei Anwendung der Dreifärbung nach FLEMMING immer farblos und hat das Aussehen einer vollständig homogenen, hyalinen Substanz mit stärkerer Strahlenbrechung. Die Versuche, dieses Zytoplasma auf irgendwelche andere Art zu färben, waren erfolglos“ (TSCHERNOJAROW 1926). Solche merkwürdige zweikernige generative Zellen sind übrigens auch bei *Juglans* gesehen worden (NAWASCHIN und FINN 1913). Ihre Existenz könnte wegen der Unsichtbarkeit des Zytoplasmas gelegnet und die hellen Höfe um die Kerne als Schrumpfungerscheinung betrachtet werden, wenn nicht die unbestreitbare Tatsache vorläge, daß durch sie die beiden Spermakerne gebunden werden und stets in einer bestimmten Entfernung voneinander auftreten.

Das Gesamtbild, das sich aus diesen Beobachtungen ergibt, ist wenig befriedigend. Spermazellen und nackte Spermakerne wurden in den Pollenschläuchen gesehen und z. T. liegen innerhalb derselben Gattung widersprechende Nachrichten vor. Klarheit müssen da erst künftige Untersuchungen schaffen. Vielleicht ist es nur von der angewandten Technik abhängig, ob wir Spermakerne oder Spermazellen feststellen.

Der durch seine Größe und sein Aussehen fast stets deutlich erkennbare vegetative Kern zeigt im Pollenschlauche verschiedenes Verhalten. Seine Stellung ist gegenüber dem generativen oder den Spermakernen verschieden, indem er diesen bald vorangeht, bald ihnen nachfolgt. Im allgemeinen dürfte das erstere Verhalten das häufigere sein (vgl. darüber STRASBURGER 1877, 1884a, ELFVING 1879). Der vegetative Kern kann ferner sehr lange erhalten bleiben oder im Verlaufe des Pollenschlauchwachstums degenerieren. Dieses letztere Schicksal erfährt er z. B. bei *Lobelia erinus* ziemlich frühzeitig, indem er zerfließt, sobald der Pollenschlauch zwanzigmal so lang geworden ist, als der Durchmesser des

Pollenkornes beträgt (ARMAND 1912). Bei *Myricaria germanica* wird er entweder frühzeitig desorganisiert oder er kann sich auch unverändert erhalten (FRISENDAHL 1912).

Im allgemeinen tritt aus einem Pollenkorn nur ein einziger Pollenschlauch hervor (monosiphoner Pollen; GOEBEL 1923, S. 1707). Für die Pollenkörner verschiedener Malvaceae, Cucurbitaceae und Campanulaceae scheint jedoch das Austreten mehrerer Pollenschläuche aus einem Pollenkorn (polysiphoner Pollen) typisch zu sein. Für die erstgenannte Familie wurde dieses Verhalten schon von STRASBURGER (1884a, S. 44, Tafel II, Fig. 57—59) beschrieben. Bei *Althaea rosea* können nach GUIGNARD (1904) bis zu zehn Pollenschläuchen aus einem Pollenkorn hervorsprossen und mindestens dieselbe Zahl fand STENAR (1925b, S. 37) bei *Malva pusilla*, bei *Malva neglecta* sogar 14. Mehr gelegentlich wurde polysiphones Verhalten bei Valerianaceae beobachtet, wo nach ASPLUND (1920, S. 45) bis drei Schläuche entsprechend der Zahl der Poren auftreten können, und ähnliche Angaben bringt ARMAND (1912) für *Lobelia*. Unter den Monokotyledonen scheint nur monosiphones Verhalten beobachtet zu sein, nur bei *Tradescantia virginica* haben COULTER und ROSE (1886) gelegentlich Austreiben zweier Schläuche aus einem Pollenkorn gesehen.

Häufiger als das Austreten mehrerer Schläuche aus einem Pollenkorn ist das Auftreten von Verzweigungen des Pollenschlauches in verschiedenen Teilen seines Verlaufes in der Literatur erwähnt. Auch hier sind wieder die Malvaceae zu nennen, bei denen schon HOFMEISTER (1858, S. 91) das Verästeln des Pollenschlauches vor dem Auftreffen am Embryosack angibt, was später von GUIGNARD (1904) für *Hibiscus trionum* ausführlicher beschrieben wurde. Recht häufig scheinen ferner bei Oenotheraceae knotenförmige Anschwellungen und Verzweigungen aufzutreten (ISHIKAWA 1918, BEER 1906), ebenso bei *Cucurbita* (LONGO 1903, KIRKWOOD 1906). Dichotome Verzweigung des Pollenschlauches im Fruchtknoten und in der Mikropyle wurde ferner von TSCHERNOJAROW (1926) bei *Myosurus minimus* gesehen, wobei auch festgestellt werden konnte, daß vegetativer Kern und generative Zelle immer nur in einen und denselben Ast, und zwar in den stärkeren, eintreten. Weitere Fälle sind: *Casuarina* (TREUB 1891), *Corylus*, *Quercus*, *Carpinus* (BENSON 1894), *Juglans* (NAWASCHIN 1895), *Carya* (BILLINGS 1903), *Crotalaria sagittalis* (COOK 1924), *Asclepias Cornuti* (GAGER 1902, HUGO FISCHER 1890¹), *Anthericum liliago* (ELFVING 1879), *Hippeastrum aulicum* (HOFMEISTER 1859), *Iris* (SAWYER 1925), *Pothos longifolia* (HOFMEISTER 1859). Das Auftreten von verzweigten Pollenschläuchen in Kulturen sah WALDERDORFF (1924) bei *Epilobium angustifolium*, *montanum*, *roseum*, *Clarkia pulchella*, *elegans*, bei Arten von *Circaea*, *Lopezia*, *Fuchsia*, *Oenothera*, doch auch bei Vertretern aus anderen Familien: *Trifolium*, *Saponaria*, *Nymphaea*, *Morisia*, *Tropaeolum* u. a. Von Interesse ist an den Beobachtungen WALDERDORFFS einerseits der Umstand, daß gewisse Kulturbedingungen das Auftreten von Verzweigungen begünstigen, andererseits die Beobachtungen, daß diese durch Gabelung der Pollenschlauchspitze zustande kommen. Aus einem schon fertigen Schlauchstück werden keine Ausstülpungen getrieben.

¹) Und zwar von ersterem im Fruchtknoten, von letzterem in Kulturen beobachtet.

Der normalerweise auf der Narbe aus dem Pollenkorn hervortretende Pollenschlauch wächst durch die leitenden Strukturen des Griffels bis zum Ovulum. Die physiologischen Fragen, die sich an diesen Vorgang knüpfen, können hier nur gestreift werden. Für die Keimung des Pollenkorns können wir künstlich die Bedingungen schaffen, indem wir dem Pollen geeigneten Nährboden zur Verfügung stellen. Die zahlreichen diesbezüglichen Untersuchungen haben gezeigt, daß Zuckerlösungen bestimmter Konzentration bei den meisten Pflanzen geeignet sind, Pollen zur Keimung zu bringen¹⁾. Mancher Pollen keimt aber auch in Wasser, in feuchter Luft (vgl. auch WALDERDORFF 1924); bei manchen Pflanzen bedarf er noch spezieller Reizstoffe (Ericaceen-Pollen nach MOLISCH 1893). Die Bedingungen, welche dem Auskeimen genügen, sind nicht hinreichend, um die Pollenschläuche dauernd zu ernähren. Bis zu einem gewissen Grade wachsen diese auf Kosten der im Pollenkorn enthaltenen Reservestoffe. Rohrzucker allein ist keine vollwertige Nahrung. Bezüglich der Ernährung zeigen die Pollenschläuche sehr strenge Spezifität, weniger spezifisch verhalten sie sich hinsichtlich der Reizstoffe, da es sich zeigt, daß Eiweiß und Zuckerarten ziemlich allgemein anlockend wirken (TOKUGAWA 1904; vgl. auch ferner WALDERDORFF 1924, ROTMISTROW 1925).

Die Tatsache, daß die Bedingungen für das Auskeimen des Pollens im großen und ganzen doch ziemlich einförmig sind, steht mit der Tatsache im Einklang, daß Pollen auf fremden Narben Schläuche erzeugen kann. STRASBURGER (1886) zeigte, daß diese Fähigkeit durch Schranken der Verwandtschaft nicht beengt wird und daß dikotyle Pollen (z. B. von *Lathyrus montanus*) auf Narben von *Convallaria latifolia* nicht nur keimen, sondern Pollenschläuche bis in die Fruchtknoten treiben kann. Auch MIYOSHI (1894) und TOKUGAWA (1904) bringen Beispiele für die Keimung des Pollens auf fremden Narben.

Damit die Pollenschläuche von der Narbe durch den Griffel bis zur Mikropyle gelangen können, bedarf es des Zusammenwirkens verschiedener Faktoren. Die Pollenschläuche sind, wie MOLISCH (1893) für zahlreiche Pflanzen gezeigt hat, negativ aërotrop. Wenn sie die leitenden Strukturen des Griffels erreicht haben, ist ihr weiteres Wachstum vorzüglich mechanisch bedingt: sie folgen der Stelle geringsten Widerstandes (MIYOSHI 1894); beim Aufsuchen der Samenanlagen spielt der Chemotropismus der Pollenschläuche die Hauptrolle (MOLISCH 1893, MIYOSHI 1894, TOKUGAWA 1904).

Daß die Bedingungen für die Keimung des Pollens nicht mit denen für die Ernährung des Pollenschlauches zusammenfallen, zeigen auch die Versuche, die JOST (1907) mit Pollen von *Hippeastrum aulicum* und *Lilium martagon* anstellte. Während in Kulturen die Pollenschläuche höchstens 2 cm lang wurden, konnten sie im Leitgewebe der Griffel eine Länge erreichen, die bedeutend größer war als diejenige, die sie in der Natur nötig haben²⁾. Dies wurde von dem genannten Forscher in der

¹⁾ Von neueren diesbezüglichen Arbeiten vgl. außer den angeführten auch KATZ (1926).

²⁾ Dagegen gelang es BOBILIOFF-PREISSER (1917) bei *Vinca minor* auf künstlichem Substrat Schläuche von einer Länge zu erzielen, die die zur Befruchtung erforderliche übertrifft. LIDFORSS (1909, S. 458) vermutet: „Durch Kombination von

Weise gezeigt, daß er Pollenschläuche durch eine Anzahl aneinandergereihter abgeschnittener Griffelstücke wachsen ließ. Es wurde aber auch gezeigt, daß das Wachstum des Pollenschlauches auch auf dem geeigneten Leitgewebe nicht unbegrenzt ist, zum Unterschiede von Pilzhypphen, mit denen die Pollenschläuche in der Literatur bisweilen verglichen werden.

Die Geschwindigkeit, mit der der Pollenschlauch wächst, soll durch einige Beispiele erläutert werden. TOKUGAWA (1904) fand bei verschiedenen *Lilium*-Arten, die mit arteigenem Pollen bestäubt wurden, folgende Durchschnittsgeschwindigkeiten (in mm und 1 Stunde):

<i>Lilium speciosum</i> H.	1,376
„ <i>speciosum</i> S.	1,400
„ <i>Hansonii</i>	1,681
„ <i>auratum</i>	2,125.

Pollen auf die Narben anderer Arten gebracht, zeigte ein langsames Wachstum, wie folgende Tabelle nachweist: Pollen von *Lilium auratum* im Griffel von

<i>Lilium auratum</i>	2,125
„ <i>Hansonii</i>	1,000
„ <i>speciosum</i> S.	0,833
„ <i>speciosum</i> H.	1,000.

SAWYER (1917) maß den Zuwachs der Länge der Pollenschläuche an der Narbe von *Iris versicolor* innerhalb der ersten sieben Stunden nach der Bestäubung und erhielt folgende Maße:

Verflossene Zeit nach der Bestäubung	Länge des Pollenschlauches
1 Stunde	0,1—0,6 mm
3 Stunden	2—2,5 „
5 „	4,5—5 „
7 „	8—9,5 „

Er fand also, daß innerhalb der ersten sieben Stunden die Wachstumsgeschwindigkeit mit der Zeit zunimmt.

Es liegen jedoch auch Angaben vor, daß der Pollenschlauch bei gewissen Pflanzen mit verzögerter Geschwindigkeit wächst. KIRKWOOD (1906) fand, daß bei verschiedenen Cucurbitaceen in den ersten drei bis fünf Stunden der größte Teil des Weges zwischen Narbe und Embryosack zurückgelegt wird. In der Nähe der Mikropyle ist die Geschwindigkeit geringer. Der Autor bringt diese Eigentümlichkeit damit in Zusammenhang, daß die Menge der Reservestoffe zu Beginn des Pollenschlauchwachstums am größten ist. Viel wahrscheinlicher ist jedoch die anatomische Verschiedenheit der Leitungsbahnen für die Erklärung der Geschwindigkeitsunterschiede heranzuziehen.

JOST (1907) stellte folgende Wachstumsgeschwindigkeiten fest:

<i>Zizania</i> sp.	1,7 mm in der Stunde,
<i>Zea mays</i>	3 „ „ „ „
<i>Secale cereale</i>	0,8 „ „ „ „

Eiweißstoffen mit Zuckerarten und eventuell auch Lipoidstoffen . . . dürfte es gelingen, Nährsubstanzen zu bereiten, die den Pollenschläuchen dasselbe bieten, was die Nährlösungen von PFEFFER, SACHS, v. D. CRONE usw. den Wurzeln der höheren Pflanzen leisten.“

Die Pollenschläuche der Gramineen gehören, wie schon von HOFMEISTER (1861) und von STRASBURGER (1878, S. 221) angegeben wurde, zu denen, die am schnellsten wachsen. Es sei hier wörtlich angeführt, was JOST (1907) über das Verhalten des keimenden Pollens an den Narben von *Secale cereale* berichtet: „Die Durchbrechung der Kutikula und die Spaltung der Mittellamelle, erst zwischen zwei Epidermiszellen, dann zwischen den vier Zellreihen in der Achse des Haares, vollzieht sich mit unglaublicher Geschwindigkeit. Das Wachstum geht so gleichmäßig vor sich, als ob keinerlei Widerstände zu überwinden wären. Schon fünf Minuten nach Aufbringen des Pollens habe ich Schläuche im Inneren der Haare wahrgenommen. An dem Strom von Protoplasma, der mit Stärke beladen nach der Spitze des Schlauches sich fortwälzt, ist der Verlauf des Wachstums zunächst gut zu verfolgen. Ich habe einmal eine Narbe beobachtet, die 15 Minuten nach der Bestäubung so von Pollenschläuchen durchsetzt war, daß sie wegen der Plasmaströmung in diesen fast wie ein Plasmodium aussah.“

Die Geschwindigkeit, mit der der Pollenschlauch im Griffel wächst, ändert sich mit der Temperatur. So fand HERBERT-NILSSON (1910) durch Experimente, daß der durchschnittlich 85 mm lange Griffel von *Oenothera Lamarckiana* Mitte Juli in 19 Stunden durchwachsen wird (durchschnittlicher Zuwachs 4,47 mm in der Stunde), während Ende Juli (bei etwas gesunkener Sommertemperatur) 23 Stunden notwendig waren. Wie überraschend groß der Einfluß der Temperatur auf die Wachstumsgeschwindigkeit des Pollenschlauches ist, haben in jüngster Zeit BUCHHOLTZ und BLAKESLEE (1927) durch genaue Versuche an *Datura stramonium* gezeigt. Hier betrug bei 11,1° C in den ersten zwölf Stunden der durchschnittliche Zuwachs im Griffel 1,28 mm; mit höherer Temperatur stieg er sehr bedeutend bis zu einem Temperaturoptimum von 33,3° C, wo er 5,86 mm, also das viereinhalbfache, betrug.

Von besonderem Interesse sind Angaben über die Zeit, die von der Bestäubung bis zur Ankunft des Pollenschlauches am Ovulum verstreicht. In der Literatur liegen verhältnismäßig häufig solche vor. Sie sind sicher von ungleichem Wert. Oft geht aus den Angaben des Autors nicht klar hervor, ob er mit der betreffenden Zeitangabe die Zeit von der Bestäubung bis zur Befruchtung oder bis zum Eindringen des Pollenschlauches in die Mikropyle meint. Ferner ist zu bemerken, daß manche Werte durch Fixierung von Material in bestimmten Zeitintervallen nach der Bestäubung vorgenommen wurden, und je größer diese Intervalle sind, desto geringer ist natürlich die Genauigkeit der Beobachtung. Schließlich ist die von den Beobachtern gegebene Zeitdauer keiner Verallgemeinerung fähig, sie gilt für eine bestimmte Art oder Rasse an einem bestimmten Ort bei ganz bestimmten Witterungsverhältnissen. Dennoch sind die folgenden Angaben in verschiedener Hinsicht von Bedeutung.

Betula. 1 Monat (BENSON 1894); auch HOFMEISTER (1858, S. 96 f.) gibt an, daß der Pollenschlauch Mitte Juni am Embryosack eintrifft. Übereinstimmend die Angabe bei NAWASCHIN (1894).

Carpinus. Fast 2 Monate (BENSON 1894); nach HOFMEISTER (1858) trifft der Pollenschlauch Ende Juni am Embryosack ein.

Alnus. Fast 3 Monate (BENSON 1894). Viel geringer ist die entsprechende Zeit bei *Alnus alnobetula*: Am 31. V. hatten die Blüten

noch nicht gestäubt, 24. VI. Pollenschlauch über dem Embryosack, 29. VI. Befruchtung vorüber (WOLPERT 1910).

Corylus. Über 4 Monate (BENSON 1894); nach HOFMEISTER (1858) trifft der Pollenschlauch Ende Mai am Embryosack ein.

Quercus. „Die Pollenschläuche gelangen ebenfalls bald nach der Ankunft des Pollens auf der Narbe in den Griffelkanal; in dessen unterem Teile verweilen sie bis zur vollen Ausbildung der zur Befruchtung bereiten Eier (i. e. Samenanlagen); bei *Qu. pedunculata* 2 Monate lang (Anfang Mai bis Anfang Juli), bei anderen Arten mit zweijähriger Samenreife z. B. *Qu. rubra* 13—14 Monate lang“ (HOFMEISTER 1858, S. 96). Ähnlich nach BENSON (1894): 4 Monate bei *Qu. robur* und 11 Monate bei Arten mit zweijähriger Samenreife. Bei *Qu. velutina* über 1 Jahr (CONRAD 1900) und bei *Qu. cerris* 3 Monate (nach einer unveröffentlichten Untersuchung von Fr. MATHILDE DEMANT).

Fagus. BENSON (1894) fand, daß die Pollenschläuche erst Ende Mai den Embryosack erreichten; der Weg durch die Mikropyle dauerte 3 Tage und die Epidermiskappe des Nuzellus wurde in 2—3 Tagen durchbohrt.

Hicoria pecan (= *Carya olivaeformis*): Die Befruchtung erfolgt 5 bis 7 Wochen nach der Bestäubung (J. G. WOODROOF und N. C. WOODROOF 1927).

Viscum. PISEK (1923) fand bei *V. album*, daß die dickwandigen Pollenschläuche nach einigen, längstens 10 Tagen den Embryosack erreichten; 3 Tage nach der vorgenommenen Bestäubung waren sie zwischen die Zellen des Narbenkopfes eingedrungen; am 5. Tage hatten die meisten Pollenschläuche gut die Hälfte ihres Weges zum Embryosack zurückgelegt.

Arceuthobium Oxycedri. Die Bestäubung erfolgte Ende September bis Anfang Oktober, die Befruchtung im darauffolgenden Frühling (T. JOHNSON 1888).

Ulmus montana und *pedunculata*. Die Befruchtung erfolgt am 3. oder 4. Tage nach der Bestäubung (NAWASCHIN 1898b).

Celtis australis: 6—7 Wochen (MODILEWSKI 1908a).

Humulus. Bei *H. japonicus* 70 Stunden (im Gewächshaus); bei *H. lupulus* etwa doppelt so lang (WINGE 1914).

Cynomorium. 4 Tage bei *C. coccineum* (JUEL 1903b).

Polygonum. Nach LONAY (1922a) verstreichen bei *P. aviculare* 7 Tage, „jusqu' à ce que l'oeuf fécondé se cloisonne“.

Fagopyrum esculentum: bei legitimer Bestäubung weniger als 18 Stunden, bei illegitimer mehr als 72 Stunden (STEVENS 1912).

Cereus. Bei *C. tortuosus* (Griffellänge 6 cm) 3 Wochen (GUIGNARD 1886e); bei *C. nycticalus* (Griffellänge 35 cm) 1 Monat, *triangularis* (Griffellänge 18—24 cm) 3 Wochen (D'HUBERT 1896); bei *C. spinosissimus* 1 Woche (STRASBURGER 1908).

Phyllocactus-Arten. 12—15 Stunden (D'HUBERT 1896)¹⁾.

Mercurialis annua. 48 Stunden (STRASBURGER 1909a).

Hevea brasiliensis. Mehr als 3 und weniger als 12 Tage (C. HEUSSER 1919).

¹⁾ D'HUBERT (1896) fand bei den von ihm untersuchten Cactaceen die Variabilität der Zeitdauer zwischen Bestäubung und Befruchtung im Einklang mit der Griffellänge und schätzte den vom Pollenschlauche täglich zurückgelegten Weg auf $\frac{3}{4}$ cm im Durchschnitt.

Hamamelis virginiana. 5—7 Monate (SHOEMAKER 1905).

Platanus orientalis. Mindestens 3 Wochen (BRETZLER 1924).

Cytinus hypocistis. 10 Stunden (HOFMEISTER 1858, S. 109).

Cardamine pentaphylla und *polyphylla*. 2—3 Tage; „es zeigt sich kein Unterschied in der Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums bei *C. polyphylla*, ob diese Art mit eigenem oder artfremdem (*C. pentaphylla*-) Pollen bestäubt wird“ (SCHWARZENBACH 1922).

Pirus. Die Birnsorte „Gute Louise“ wurde nach Kastration und Isolierung mit Pollen der Sorte „Erzbischof Hons“ bestäubt; 4 Tage 2 Stunden später war Befruchtung bereits vollzogen; bei „Erzbischof Hons“, bestäubt mit „Clapps Liebling“, betrug der entsprechende Zeitraum 4 Tage 7 Stunden. Die Apfelsorte „Böhmischer Rosenapfel“ ergab mit Pollen von „gelbem Blancheffleur“ den Zeitraum von 2 Tagen 4 Stunden (OSTERWALDER 1910).

Phaseolus vulgaris. Unter Gewächshausverhältnissen beobachtete WEINSTEIN (1926), daß 8—9 Stunden nach der Bestäubung die Mikropyle erreicht wird und bald danach findet die Befruchtung statt.

Trifolium pratense. MARTIN (1914) stellte durch Versuche im Juli 18 Stunden, durch solche im Oktober 35—50 Stunden als Zeitraum von der Bestäubung bis zur Teilung der Eizelle oder zum Auftreten junger Embryonen fest.

Oenothera. Bei *Oe. nutans* und *pycnocarpa* erreicht der Pollenschlauch nach mindestens 48 Stunden den Embryosack (ISHIKAWA 1918); bei *Oe. rubrinervis* fand O'NEAL (1923) 36 Stunden.

Citrus. Bei *C. trifoliata* etwa 4 Wochen nach der Bestäubung Befruchtung (OSAWA 1912); dieselbe Zeit gibt STRASBURGER (1878) für *C. aurantium* an.

Rhus toxicodendron. 30—40 Stunden (GRIMM 1912).

Acer negundo. 40—72 Stunden (TAYLOR 1920).

Anthriscus silvestris. 14 Tage vergehen von der Bestäubung bis zur Entwicklung des Embryos (PETERSEN 1914, zitiert nach HÅKANSSON 1923).

Carum carvi. Am 5. Tage nach der Bestäubung war Befruchtung eingetreten (HÅKANSSON 1923).

Statice bahusiense. „Blüten, die am Morgen aufgeblüht und am Mittag fixiert wurden, hatten oft Spermakerne im Embryosack“ (DAHLGREN 1916).

Primula. *P. officinalis* (longistyl) 42 Stunden, sowohl nach legitimer als auch bei illegitimer Bestäubung (DAHLGREN 1916)¹⁾.

Monotropa uniflora. Unter normalen Verhältnissen erfolgt die Befruchtung am 5. Tage nach der Bestäubung (SHIBATA 1902).

Convolvulus arvensis. Wenige Stunden (K. PETERS 1908, S. 51).

Nicotiana tabacum. 2 Tage (Temperatur 20°—25°; Griffellänge 4 cm), dagegen bei

Datura laevis etwa 24 Stunden (gleiche Temperatur; Griffellänge 6 cm) (GUIGNARD 1902a).

Torenia asiatica. 36 Stunden (STRASBURGER 1884a).

¹⁾ Derselbe Autor gibt auch einige Beobachtungen an Pflanzen bei niedriger Temperatur im Kalthause an: *Primula sinensis* wies 3 Tage nach der Bestäubung einige Pollenschläuche im Griffel auf, während bei *Cyclamen europaeum* solche in derselben Zeit zur Plazenta gelangt waren.

Pedicularis silvatica. 6—10 Stunden (HOFMEISTER 1858, 1859).

Lathraea squamaria. Wenige Stunden (HOFMEISTER 1858).

Gloxinia hybrida. 60 Stunden (STRASBURGER 1884a)¹⁾.

Fraxinus excelsior. Die Befruchtung erfolgt sehr spät. „Zu einer Zeit, da der Pollenschlauch auf die Narbe gelangt, beginnt erst der Embryosack die übrigen Zellen des Eiapparates (gemeint ist der Nuzellus) zu verdrängen“ (HOFMEISTER 1858, S. 109).

Coffea liberica. 5—6 Tage nach Selbstbestäubung und 3—4 Tage nach Kreuzbestäubung (FABER 1912).

Melothria pendula. 26 Stunden (KIRKWOOD 1906).

Micranthelia lobata. 19 „ („ 1906).

Cyclanthera explodens. 41 „ („ 1906).

Lactuca muralis. Schon 6,5 Stunden nach der Bestäubung war der sekundäre Embryosackkern in Teilung begriffen (DAHLGREN 1920).

Zostera marina. 10 Stunden (HOFMEISTER 1861).

Limnocharis emarginata. 18 Stunden (HALL 1912).

Lilium. Bei *L. martagon* und *candidum* ist der Pollenschlauch 18—20 Stunden nach der Bestäubung im Griffelkanal und 65—72 Stunden nach der Bestäubung dringt er in den Embryosack ein (MOTTIER 1898). WELSFORD (1914) fand bei *L. martagon*²⁾ 5 und bei *auratum* 7 Tage. Bei *L. philadelphicum* war 60—72 Stunden nach der Bestäubung der Spermatoren in Kontakt mit dem Eikern, bei *L. longiflorum* betrug dieser Zeitraum 120 Stunden (WENIGER 1918). Für *L. pyrenaicum* gibt STRASBURGER (1884a) 2—3 Tage an.

Merendera caucasica. Zwischen 16 Stunden und 7 Tagen je nach den äußeren Umständen (HOFMEISTER 1861).

Hippeastrum aulicum. 2—4 Tage (JOST 1907).

Tulipa Gesneriana. 8—10 Tage (ERNST 1901).

Cyrtanthus parviflorus. 36—50 Stunden unter Gewächshausverhältnissen (TAYLOR 1921).

Leucojum vernum. 26—36 Stunden (HOFMEISTER 1858).

Crocus vernus. Die Pollenschläuche brauchen „unter den günstigsten Umständen, bei warmer feuchter Luft und in hellem Sonnenschein während der Tagesstunden, 24 Stunden zum Herabsteigen bis in die Mikropyle; bei trockener kühlerer Luft 48—72 Stunden“ (HOFMEISTER 1861).

Iris versicolor. 79 Stunden nach der Bestäubung wurden die Spermatoren im Embryosack gesehen (SAWYER 1917); *I. pseudoacorus*, bestäubt mit Pollen von *versicolor* und eigenem, verhielt sich gleich: 77—78 Stunden nach der Bestäubung waren Pollenschläuche in der Mikropyle (SAWYER 1925).

Zea mays. 25 Stunden nach der Bestäubung Stadien vor, in oder kurz nach der Befruchtung (WEATHERWAX 1919). Vgl. auch MILLER (1920).

Triticum vulgare. 32—40 Stunden (JENSEN 1918); 1—2 Tage (BRECHLEY 1909).

¹⁾ Derselbe Autor gibt (1878, S. 22) an, daß der 40 cm lange Griffel von *Gloxinia* in 36 Stunden durchwachsen wird.

²⁾ E. OVERTON (1891) gab an, daß 20 Stunden nach der Bestäubung bei *L. martagon* im Fruchtknoten Pollenschläuche auftreten.

<i>Secale cereale</i> .	7 Stunden (JOST 1907) ¹⁾ .	
<i>Vanda tricolor pallens</i>	6 Monate	(GUIGNARD 1886b)
" "	5 "	(TREUB 1879)
" " <i>superba</i>	etwa 5 Monate	(GUIGNARD 1886b)
" <i>suavis Rolissonii</i>	6 Monate od. mehr,	(" 1886b)
	bis 10 Monate	
<i>Angraecum superbum</i>	etwa 4 "	(" 1886b)
<i>Phajus grandifolius</i>	2 Monate	(" 1886b)
<i>Cypripedium barbatum</i>	2 ¹ / ₂ "	(" 1886b)
<i>Paphiopedilum insigne</i>	3 ¹ / ₂ "	(AFZELIUS 1916)
<i>Orchis morio</i>	15 Tage	(GUIGNARD 1886b)
" <i>latifolia</i>	20 "	(" 1886b)
" <i>simia</i>	13 "	(" 1886b)
" <i>ustulata</i>	8—10 Tage	(" 1886b)
" <i>pyramidalis</i>	8—10 "	(" 1886b)
<i>Gymnadenia conopsea</i>	15 Tage	(" 1886b)
<i>Ophrys arachnites</i>	3 Monate	(" 1886b)
<i>Epipactis rubra</i>	3 "	(" 1886b)
<i>Listera ovata</i>	10 Tage	(" 1886b)
<i>Limodorum abortivum</i>	24 "	(" 1886b)
<i>Himantoglossum hircinum</i>	etwas weniger	(" 1886b) ²⁾
<i>Vanilla aromatica</i>	1 ¹ / ₂ Monate	(" 1886f.)
<i>Sobralia micrantha</i>	4 ¹ / ₂ "	(TREUB 1879)
<i>Stanhopea oculata</i>	3—4 "	(" 1879)
<i>Phalaenopsis grandiflora</i>	über 4 Monate	(" 1879)
<i>Epidendrum ciliare</i>	5 Monate	(" 1879)
<i>Laelia Brysiana</i>	4 "	(" 1879)
<i>Cypripedium venustum</i>	5 "	(" 1879)
<i>Goodyera discolor</i>	weniger als 1 Monat	(" 1879)
<i>Phajus Wallichii</i>	wenig. als 6 Monate	(" 1879)
<i>Gastrodia elata</i> .	Befruchtung findet am 4. Tag nach der Bestäubung statt (KUSANO 1915) ³⁾ .	
<i>Arum maculatum</i> .	Mindestens 5 Tage (HOFMEISTER 1861).	
<i>Pothos longifolia</i> .	Länger als 5 Tage, jedoch unter 10 (HOFMEISTER 1861).	

¹⁾ „Bei Gräsern und Riedgräsern werden die Pollenschläuche schon 5 bis 7 Stunden nach künstlicher Bestäubung der jungfräulichen Narben im Eymund gefunden“ (HOFMEISTER 1861).

²⁾ Nach K. HEUSSER (1915) haben die ersten Pollenschläuche schon nach 36 Stunden nach der Bestäubung die Fruchtknotenöhle erreicht.

³⁾ Hier können ferner die Beobachtungen HILDEBRANDS (1863) angeführt werden, der den Zeitraum von der Bestäubung bis zur Bildung des Embryos bestimmte. Ein Zeitraum, der im allgemeinen nur wenig größer als der bis zum Eintreffen des Pollenschlauches oder der Befruchtung zu sein scheint. HILDEBRAND beobachtete bei:

<i>Dendrobium nobile</i>	4 Monate	<i>Orchis coriophora</i>	9 Tage
<i>Eria stellata</i>	2 "	" <i>pyramidalis</i>	8—9 "
<i>Bletia Tankervilleae</i>	2 "	<i>Cypripedium calceolus</i>	5 Wochen
<i>Cymbidium sinense</i>	6 (P) "	" <i>parviflorum</i>	5 "
<i>Cypripedium insigne</i>	4 "	<i>Cephalanthera grandiflora</i>	5—6 "
<i>Orchis mascula</i>	3 Wochen	<i>Neottia nidus avis</i>	weniger als 9 Tage
" <i>morio</i>	2 "	<i>Listera ovata</i>	8—9 Tage
" <i>latifolia</i>	fast 3 "	<i>Gymnadenia conopsea</i>	2 Wochen
" <i>militaris</i>	4 "	<i>Ophrys myodes</i>	3 "
" <i>maculata</i>	17—18 Tage	<i>Platanthera chlorantha</i>	3 ¹ / ₂ "

Daß diese Angaben nicht von gleichem Wert sind, wurde bereits früher betont. Abgesehen von der Ungenauigkeit, die bei solchen Zeitbestimmungen nie ganz zu vermeiden ist, beeinflussen äußere Umstände den Zeitraum, den der Pollenschlauch zum Erreichen des Embryosackes braucht, sehr bedeutend. Die Beobachtungen SHIBATAS (1902b) an *Monotropa uniflora* haben vor allem den bedeutenden Einfluß der Temperatur in dieser Hinsicht ergeben, während andere Einflüsse, wie Licht, Luftdruck und selbst mechanische Verletzungen, von geringer Bedeutung waren. Den Einfluß der Temperatur beweisen auch die oben angeführten Beobachtungen MARTINS (1914) an *Trifolium pratense* und die älteren HOFMEISTERS (1861) an *Crocus vernus*, *Merendera caucasica*, *Iris pumila*, *Lilium*-Arten, *Colchicum autumnale*, *Puschkinia aloides* u. ä. Auch WEINSTEIN (1926), der bei *Phaseolus* im Glashause das Eintreten der Befruchtung schon acht bis neun Stunden nach der Bestäubung beobachtete und auch sonst sehr raschen Ablauf der Entwicklungsvorgänge feststellte, ist geneigt, diese Schnelligkeit mit der höheren Temperatur in Zusammenhang zu bringen.

Von besonderem Interesse sind diejenigen Fälle, wo die Zeit zwischen Bestäubung und Befruchtung sehr groß ist. Wir sehen, daß sie in Gruppen der verschiedensten systematischen Stellung auftreten, insbesondere bei Monochlamydeen, bei Cactaceen und bei Orchidaceen. Die Ursache der langen Dauer ist nicht bekannt; wir kennen nur einzelne Erscheinungen, die damit in Zusammenhang stehen. Bei *Betula* erfolgt die Bestäubung zu einer Zeit, wo der Fruchtknoten noch ganz unentwickelt ist. Die Pollenschläuche wachsen bis zur Narbenbasis und verweilen dort¹⁾, bis die Ausbildung des Fruchtknotens und der Samenalage vollendet ist. Diese Ruhezeit, die ungefähr vier Wochen beträgt, ist nach NAWASCHIN (1894) durch die Struktur der Narbenbasis bedingt, deren Gewebe den Pollenschläuchen einen schwer zu durchdringenden Damm entgegenstellt. BENSON (1894) zieht zur Erklärung Versuche an Pollenkulturen von *Carpinus* heran. Die bei der Keimung des Pollens austretenden Schläuche wuchsen zwei Tage, dann verdickten und erweiterten sich ihre Enden. In den Erweiterungen traten zwei Kerne auf und einigemale wurde auch gesehen, daß an der Grenze von Pollenschlauch und Erweiterung eine Scheidewand entstand. BENSON ist geneigt, diese Bildung nicht für eine durch die Kultur bedingte Mißbildung²⁾, sondern für ein „sekundäres Pollenkorn“ zu halten, da sie auch in mazerierten Griffeln kugelig angeschwollene Pollenschlauchenden sah. Zugunsten dieser Auffassung sprechen auch ziemlich übereinstimmende Beobachtungen, die SHOEMAKER (1905) an kultivierten Pollenschläuchen von *Hamamelis virginiana* gemacht hat: „In the course of about three days growth the pollen tube frequently „encysted“, that is a spherical swelling developed at the tip or near the tip of the tube into which nearly all the contents of the tube were withdrawn, including

¹⁾ Diese Erscheinung kommt vielleicht auch anderweitig vor. ERNST (1901) hält es für wahrscheinlich, daß bei *Tulipa Gesneriana*, wo die Befruchtung erst 8–10 Tage nach der Bestäubung stattfindet, die Pollenschläuche in den Spalten zwischen den Plazenten längere Zeit in Ruhe verharren.

²⁾ Das Anschwellen der Enden der Pollenschläuche in Kulturen ist übrigens nach ELFVING (1879) eine häufige Erscheinung. Auf das Anschwellen erfolgt gewöhnlich ein Platzen.

one or both nuclei. A wall was then formed completely closing off the swelling, which was often as large as the original grain.“ Mit diesem Verhalten des Pollenschlauches stimmt auch sein Verhalten in der Blüte überein. In der ersten Wachstumsperiode dringt er bis zum Grunde des Funikulus vor; dann überwintert er, wobei er auffallend dick ist, auch seine Wand ist dicker als früher; erst in der zweiten Wachstumsperiode wächst er durch die Mikropyle zur Eizelle, die Befruchtung ungefähr fünf bis sieben Monate nach der Bestäubung vollziehend. Bedauerlicherweise ist die Nachprüfung dieser interessanten Angaben über die Bildung eines sekundären Pollenkorns im Griffel oder Fruchtknoten noch ausständig.

Der auffallend lange Zeitraum, der zwischen Bestäubung und Befruchtung vieler Orchidaceae vergeht, ist zum Teil von anderen Erscheinungen begleitet als bei den eben besprochenen Monochlamydeen. Die Pollenschläuche wachsen in den Fruchtknoten hinab, in welchem zu diesem Zeitpunkt bei manchen Arten nicht einmal die Plazenten fertig ausgebildet sind (vgl. darüber HILDEBRAND 1863), und wirken nach den Befunden von TREUB (1883c) und GUIGNARD (1886b) als Reiz für die Weiterentwicklung des Fruchtknotens und vielfach auch für die Bildung der Samenanlagen¹⁾. Bei der Beurteilung der zum Teil außerordentlich langen Befruchtungsdauer muß jedoch auch in Betracht gezogen werden, daß die betreffenden Beobachtungen an Gewächshauspflanzen gemacht wurden, also unter Bedingungen, die von den natürlichen recht verschieden sind, was auch GUIGNARD betont. Das Verhalten der Orchidaceae steht übrigens nicht vereinzelt im Pflanzenreiche da. SOLMS-LAUBACH (1898) hat es auch für *Rafflesia* und *Brugmansia* angegeben und die bei ERNST und SCHMID (1913, S. 27) niedergelegten Beobachtungen haben diese Angabe bestätigt. Hier dürften ferner auch die Lardizabalaceae zu nennen sein. Denn bei *Akebia quinata* gelangen nach VELSER (1913) die Samenanlagen erst nach der Bestäubung zur vollen Entwicklung und bei Ausbleiben der Bestäubung wird höchstens das Stadium des zweikernigen Embryosackes erreicht. Dafür, daß ähnliches Verhalten in der Familie weiter verbreitet ist, sprechen die Angaben bei VESQUE (1879, S. 332). Es ist jedenfalls bemerkenswert, daß sich bei so weit voneinander entfernten Familien unabhängig dasselbe ökonomische Prinzip durchgesetzt hat: eine große Zahl befruchtungsfähiger Samenanlagen wird erst dann erzeugt, wenn durch die Bestäubung die Sicherheit gegeben ist, daß sich aus ihnen Samen entwickeln können.

Eine Anzahl der angeführten Beobachtungen über die Geschwindigkeit, mit der der Pollenschlauch vordringt, weist auch darauf hin, daß diese zum Teil auch vom Pollen abhängt. Über den Einfluß des Alters des Pollens scheinen Angaben in der Literatur zu fehlen. Aber, daß der Pollen eines anderen Individuums oder einer anderen Rasse schneller wächst als der eigene, wird wiederholt berichtet, so von OSTERWALDER (1910) für *Pirus*-Arten und von FABER (1912) für *Coffea*. Die Schwäche

¹⁾ K. HEUSSER (1915) ist wenigstens bezüglich *Himantoglossum* der Ansicht, daß die Bestäubung nur eine Beschleunigung der Weiterentwicklung der Samenanlagen bewirkt. — SHARP (1912, S. 379) hat durch reziproke Bestäubungen zwischen Arten verschiedener Gattungen nachgewiesen, daß der für die Entwicklung der Samenanlagen notwendige Reiz auch durch fremden Pollen erzeugt werden kann, der nicht imstande ist, Befruchtung zu bewirken.

des eigenen Pollens kann manchmal soweit gehen, daß er überhaupt vor dem Erreichen der Samenanlage sein Wachstum einstellt, wie OSTERWALDER an verschiedenen Birnsorten: „*Königin Louise*“, „*Erzbischof Hons*“ und „*Regentin*“ und an der Apfelsorte „*Böhmischer Rosenapfel*“ feststellte. Der Pollen anderer Rassen verhielt sich verschieden, manchmal zeigte er besseres Wachstum, in manchen Fällen war er ebenso unfähig wie eigener Pollen. Daß Selbststerilität auf schwachem Wachstum der Pollenschläuche beruhe, nimmt ISHIKAWA (1918) für selbststerile *Oenothera*-Bastarde an und überhaupt spielt diese Erscheinung bei der Diskussion über die Ursache der Selbststerilität eine große Rolle. Durch RENNER (1919b) und HIORTH (1926) wurde ferner gezeigt, daß bei bestimmten *Oenothera*-Formen Pollenkörner mit verschiedenen Erbfaktoren recht verschieden rasch wachsende Pollenschläuche erzeugen. In ähnlicher Weise fand CORRENS, daß die weibchenbestimmenden Pollenschläuche bei *Melandrium* schneller wachsen als die männchenbestimmenden. Vgl. ferner HERIBERT-NILSSON (1910, 1920). Über das Verhalten legitimer und illegitimer Pollenschläuche vgl. die Angaben von STEVENS (1912), DAHLGREN (1916) u. a.

Der Gedanke, daß der „Pollenschlauch-Konkurrenz“ überhaupt eine allgemeine Bedeutung zukomme, ist in neuerer Zeit von BUCHHOLZ (1922) vertreten worden. In einer vorläufigen Mitteilung vertritt ferner HENCKEL (1924) die Ansicht: „Der ganze Bau des Gynoezeums der zoidiophilen Angiospermen bezweckt eine Verlängerung der Befruchtungsbahn, um den einzelnen Pollenkörnern die Möglichkeit zu bieten, ihre höchste Schnelligkeit und Stärke an den Tag zu legen.“

2. Verhalten des Pollenkornes und des Pollenschlauches auf der Narbe

Das Gewebe der Narbe der Angiospermen ist in verschiedener Hinsicht gut charakterisiert. Meistens ist es eine Epidermis mit zahlreichen Papillen. Wenn in manchen Fällen, z. B. bei *Sambucus*, *Alangium* (SCHNARF 1922 b), *Entelea*, *Sparmannia*, *Tilia* (STENAR 1925 b) keine Narbenpapillen auftreten, so hat die Epidermis doch ein anderes Aussehen als gewöhnliche Epidermiszellen: ihre Zellen sind vor allem plasmareicher und ihr Kern größer. Das Aussehen der Narbenpapillen ist sehr verschieden; sie sind meist nur Ausstülpungen der Epidermiszellen, doch bisweilen auch als selbständige Zellen von diesen abgetrennt; ihre Größe ist ebenso variierend wie ihre Gestalt: verzweigt, gegabelt, flaschenförmig, keulenförmig, kugelförmig, stabförmig usw. (vgl. darüber SNOW 1893, BEHRENS 1875, DALMER 1880, GUÉGUEN 1901—1902 u. a.)¹⁾. Durch diese Bezeichnungen erscheinen nur die peripheren Teile charakterisiert, doch kann auch der basale Papillenteil besondere Ausbildung zeigen; so ist er bei *Rafflesia*, wie HUNZIGER (1920) angibt, unregelmäßig verzweigt. Die Narbenpapillen enthalten im allgemeinen kein Chlorophyll; geringer Gehalt an diesem wurde von RITTINGHAUS (1886 a) bei *Lythrum virgatum* beobachtet.

¹⁾ Bei heterostylen Pflanzen wurden verschiedene Größen der Narbenpapillen und ein Zusammenhang zwischen dieser und der Größe des legitimen Pollens beobachtet; vgl. jedoch auch die Beobachtungen TISCHLERS (1918) an *Lythrum salicaria*.

In jugendlichen Entwicklungszuständen hat die Narbenoberfläche wohl stets eine Kutikula, wahrscheinlich auch bei denjenigen Pflanzen, deren Narben RITTINGHAUS (1886a) eine solche abspricht, wie *Chimonanthus fragrans*, *Camellia japonica* oder *Lythrum virgatum*. Die Kutikula wird eben sehr frühzeitig durch starke Quellung der unter ihr liegenden Membranschicht abgestoßen, so daß sie später nicht mehr nachzuweisen ist, wie es z. B. bei Valerianaceae von ASPLUND (1920, S. 43) beobachtet wurde. Zwischen diesem Verhalten und Narbenpapillen mit bleibender Kutikula gibt es natürlich zahlreiche Übergänge. Sehr häufig wird z. B. die Kutikula durch Schleimsekretion abgehoben oder es entstehen unter ihr mit Flüssigkeit erfüllte Blasen, die sich früher oder später nach außen entleeren.

Auf eine ganz bestimmte, an das Epiblem der Wurzel erinnernde Beschaffenheit der Narbenoberfläche weisen die Beobachtungen ROBINSONS (1924) hin. Beim Einlegen von Blüten in eine Lösung von Kaliumpermanganat oder Silbernitrat wird die Narbe und zwar genau der belegungsfähige Teil durch Metallniederschlag schwarz gefärbt. Diese Färbungsreaktion der Narbe (Stigmatochromie) zeigt nach den vorliegenden Befunden die weitaus größte Zahl der Pflanzen und nur bei gewissen, mit stark verschleimten Narben versehenen Pflanzen (Orchidaceae, *Vinca*) bleibt sie aus. Narben mit deutlicher Reaktion bezeichnet ROBINSON als zellgewebige Narbe oder Histostigma, solche, wo sie nicht zustandekommt, als Verquellungs- oder Gelostigma¹⁾.

Auch das unmittelbar unter der papillösen Narbenepidermis liegende Gewebe zeigt besondere Eigenschaften. „Das Durchwachsen des Pollenschlauches durch das Narbengewebe wird erleichtert dadurch, daß das Narbengewebe sehr lockeren Zusammenhang hat, sich schon durch sehr schwache Mazerationsmittel, bisweilen sogar durch destilliertes Wasser, leicht in die einzelnen Längsreihen auflöst und so in hervorragender Weise geeignet ist, das Durchwachsen des Pollenschlauches zu erleichtern“ (BEHRENS 1875, S. 36).

Die Narbenoberfläche ist gewöhnlich der Ort, wo die Pollenkörner keimen. Nur in manchen Fällen erfolgt das Austreiben der Pollenschläuche innerhalb der Antheren, so bei manchen kleistogamen Blüten oder als Ausnahmeerscheinung meist wohl durch ganz bestimmte äußere Verhältnisse bedingt, wie es z. B. bei *Burmannia*-Arten (SCHOCH 1920), *Cynanchum vincetoxicum* (SEEFELDNER 1912; vgl. auch FINN 1926), *Capparis rupestris* (ARCANGELI 1897), *Phaseolus vulgaris* (WEINSTEIN 1926) beobachtet wurde²⁾. Die auf der Narbe austretenden Pollenschläuche zeigen nach STRASBURGER (1884a) verschiedenes Verhalten: 1. sie wachsen an der Oberfläche der Narbe entlang in den Griffelkanal hinein, oder 2. sie dringen zwischen die Zellen der Narbe hinein (interzellular), oder 3. sie dringen in die Zellen der Narbenoberfläche

¹⁾ In einer vorl. Mitteilung beschreibt ZIEGENSPECK (1926), daß auf den Narbenpapillen von *Alopecurus* und *Phleum* „Amyloidfenster“ auftreten, durch welche die Pollenschläuche eindringen. Bei anderen Gräsern, die sehr kurzlebige Narben besitzen, wie *Avena*, besteht die Narbenmembran aus leicht in Säuren quellbaren, pektinartigen Stoffen.

²⁾ LAGERBERG (1909, S. 55) fand bei *Adoxa* auskeimenden Pollen auch an anderen Stellen der Blüte, so in den Nektarien und besonders auf dem Vernarbungsgewebe der Griffel.

(Papillen) hinein (intrazellular). Den letzteren Fall glaubte STRASBURGER bei *Agrostemma githago* und Malvaceae verwirklicht zu finden und später hat GUÉGUEN (1901, S. 282) angegeben, daß bei *Damasonium stellatum* die Mehrzahl der Pollenschläuche in die Narbenhaare eindringe. Daß aber das Eindringen in die Narbenpapillen nicht in der Weise stattfindet, daß der Pollenschlauch in das Zytoplasma derselben gelangt, hat RITTINGHAUS (1886a) nachgewiesen, der das Verhalten des Pollenschlauches an Narben mit bleibender Kutikula genauer studierte. RITTINGHAUS fand nämlich, daß bei *Agrostemma* und anderen Sileneae, ferner bei *Begonia*, *Laeganthe floribunda*, *Phlox speciosa* und *Saxifraga serrata* der Pollenschlauch wohl die Kutikula an einer Stelle durchdringt, aber dann unter dieser, stets nur innerhalb der Membran der Papille weiterwächst. Wenn Pollenschläuche in das Zytoplasma derselben gelangen, so erscheine dies als eine vereinzelt vorkommende Abnormität. Auch TSCHIRCH (1919) stellt fest, daß die Pollenschläuche niemals, wie STRASBURGER in gewissen Fällen annahm, in das Innere der Zellen eindringen.

Immerhin dürfte dieses innige Verwachsen des Pollenschlauches mit der Membran der Papille verhältnismäßig selten vorkommen. Meist wächst der Pollenschlauch frei zwischen den Papillen bis zu deren Basis herab oder er kriecht an ihre Oberfläche sich anklebend bis zum Grunde derselben. Er kann in letzterem Falle die Papille umschlingen. Ein solches oberflächliches Hinkriechen auf der Narbenpapille wurde z. B. bei *Houstonia coerulea* (MATHEWSON 1906), *Alopecurus pratensis* (STRASBURGER 1884a), *Campanula americana* (BARNES 1885), *Primula officinalis* (DAHLGREN 1916, S. 31) beschrieben (vgl. S. 264, Abb. 30, Fig. 1). Von Interesse sind ferner solche Fälle, wo ein Pollenschlauch eine Papille an der Basis oder in der Mitte erreicht, darauf in eine falsche Richtung, nämlich gegen das distale Ende der Papille wächst und, nachdem er dieses erreicht hat, umkehrt und den richtigen Weg einschlägt. Solches Verhalten wurde von STRASBURGER (1884a) an *Lychnis dioica*, von SHATTUCK (1905) an *Ulmus americana* und von DAHLGREN (1916) an *Primula officinalis* gelegentlich beobachtet.

Bei denjenigen Narben, die zur Zeit der Bestäubung von einer geschlossenen Kutikula bekleidet sind, muß diese vom Pollenschlauche durchbrochen oder aufgelöst werden, wie schon von STRASBURGER (1884a) hervorgehoben worden ist. Derselbe Forscher hat später (1886) im besonderen der Pollenschlauchspitze die Fähigkeit zugeschrieben, in das Gewebe eindringen zu können; die direkte Beobachtung lehre, daß von einem mechanischen Eindringen nicht die Rede sein könne und man daher zur Annahme gezwungen sei, daß die Spitze des Pollenschlauches Zellulose und Kutikula lösende Enzyme ausscheide. Zu demselben Ergebnis kommt auch RITTINGHAUS (1886a), der u. a. betont, daß eine von Pollenschläuchen durchbohrte isolierte Kutikula scharf umschriebene, kreisrunde Löcher erkennen lasse. Daß den Pollenkörnern und -schläuchen auch ein Gehalt an anderen Enzymen zukomme, die bei der Keimung des Kornes und dem Wachstum des Schlauches von Bedeutung sind, wurde experimentell gezeigt. STRASBURGER (1886) wies das Vorkommen von Diastase, GREEN (1894) außer dieser auch Invertase nach. Letzterer fand auch, daß die Menge beider Enzyme während der Keimung beträchtlich steige, in manchen Fällen auf das vier- oder fünffache. Über

den Enzymgehalt des Pollenschlauches vgl. ferner VAN TIEGHEM (1886) und GUIGNARD (1886b, S. 210).

Wie schon erwähnt, scheidet die Narbe ein Sekret aus und dieses bildet geradezu das charakteristische Kennzeichen für den Höhepunkt der Narbenfunktion. Nach KATZ (1926) ist die Bedeutung dieses Narbensekretes, in welchem es der Autorin gelang Fett und Gummi nachzuweisen, darin gelegen, daß es Narbe und Pollen vor dem Austrocknen schützt, nicht etwa darin, daß es chemische Reize spezifischer Natur für die Pollenkeimung erzeugt. Daß mindestens der zweite Teil dieser Behauptung richtig ist, erscheint durch die Tatsache bestätigt, daß es im allgemeinen leicht gelingt, Pollen auf sehr verschiedenen Nährböden zum Keimen zu bringen und keimende Pollen in der Natur auf verschiedenen Substraten zu beobachten. Von den diesbezüglichen Experimenten KATZs ist von Interesse, daß nach dem Abschneiden der Narbe die Bestäubung auf dem Narbenstumpf genau so gut gelingt wie auf der Narbe, wenn Narbensekret auf den Stumpf gebracht wird. „Doch genügt häufig schon Feuchthalten des bestäubten Griffelquerschnittes . . . , um normale Pollenkeimung zu erzielen¹⁾.“

Das Keimen des Pollenkornes auf der Narbe erfolgt im allgemeinen sehr rasch. Bei *Oenothera* keimt „jeder gesunde Pollen zu einem gewissen Teile in wenigen Minuten“ (RENNER 1919b). Vgl. ferner das früher (S. 272) angeführte Zitat aus Jost (1907).

3. Verhalten des Pollenschlauches im Griffel und im Fruchtknoten

Der Pollenschlauch wächst, nachdem er auf der Narbe gekeimt hat, entweder auf der Oberfläche eines leitenden Gewebes oder im Innern eines solchen. Für diese beiden Arten des Wachstums stehen die Bezeichnungen ektotrop und endotrop (PIROTTA und LONGO 1901) in allgemeiner Verwendung. Das leitende Gewebe, innerhalb dessen der Pollenschlauch wächst, heißt endotroph, dasjenige, an dessen Oberfläche der Pollenschlauch wächst, ektotroph (JUEL 1907). Etwas eingehender ist die Einteilung des leitenden Gewebes nach CAPUS (1878). Dieser unterscheidet 1. ein Leitgewebe (*tissu conducteur*), das aus einer Zellschicht (Epidermis) hervorgeht, 2. ein Leitgewebe, das aus der Epidermis zusammen mit den darunterliegenden Periblemschichten entsteht, und 3. ein Leitgewebe, das sekundär durch Teilungen eines Gewebes entsteht, und zwar entstehen diese sekundären Leitgewebe entweder a) aus der Epidermis eines Karpells oder b) aus subepidermalen Zellen. Hinsichtlich des Leitgewebes im Griffel kennt CAPUS zwei Hauptformen: den Griffelkanal und den massiven Leitstrang (*tissu conducteur plein*). In einem Griffel, der von einem Kanal durchzogen ist, kann der Pollenschlauch ektotrop auf ektotrophem Leitgewebe wachsen, es kann aber auch sein, daß in ihm kein ektotrophes Leitgewebe vorhanden ist und der Pollenschlauch endotrop durch endotrophes Leitgewebe wächst.

¹⁾ Eine bei Kastrationsversuchen immerhin in Rücksicht zu ziehende Fehlerquelle! — In diesem Zusammenhang sei auch auf eine vorläufige Mitteilung DAHLGRENs (Vortragsreferat in Svensk bot. Tidskr. 20. 1926, S. 97) aufmerksam gemacht, daß es ihm bei *Codonopsis ovata* gelang, direkt Pollen in die Fruchtfächer zu bringen, wodurch in manchen Fällen Befruchtung zustande kam.

Das ektotrophe Leitgewebe, das den Griffelkanal vollständig oder teilweise auskleidet, hat den Bau einer drüsigen Epidermis. Die Zellen derselben sind in der Regel plasmareich und haben einen ziemlich großen Zellkern; ihre oft papillös vorgewölbte Außenmembran ist wenigstens anfangs von einer Kutikula bekleidet; diese wird abgehoben dadurch, daß sich die subkutikuläre Membranschichte in eine schleimige, stark gequollene Masse verwandelt, die bisweilen den Innenraum fast vollständig erfüllt. Die Reste der abgehobenen Kutikula bleiben oft sehr lange erhalten, wie JOST (1907) bei *Hippeastrum* und LEITMEIER-BENNESCH (1923) für die Amaryllidaceae im allgemeinen angibt. Nach der letztgenannten Autorin ist dagegen bei den Liliaceae die Kutikula nur ausnahmsweise zu sehen, bei *Iris*, *Gladiolus*, *Crocus*, *Canna* und zwei Orchidaceenarten war sie nicht nachzuweisen und dürfte wahrscheinlich frühzeitig resorbiert werden; unter den Dikotyledonen wurde sie bei *Digitalis purpurea* nachgewiesen. *Alangium* besitzt ebenfalls einen von der aufgequollenen subkutikulären Membranschicht erfüllten Griffelkanal, in welchem die Reste der abgehobenen Kutikula lange nachzuweisen sind (SCHNARF 1922b). Nach JOST (1907) beteiligen sich bei *Hippeastrum* in den letzten Entwicklungsstadien „auch tiefer liegende Zellwände an der Schleimbildung, wobei die Epidermis lokal abgehoben wird“. Nach diesem Autor handelt es sich um Pektinschleim. Das Vorkommen von Stärke in den Zellen des ektotropen Leitgewebes und vielfach auch in den anliegenden Lagen scheint sehr verbreitet zu sein (SNOW 1893, KIRKWOOD 1906, GREEN 1894, LEITMEIER-BENNESCH 1923). Nach GREEN (1904) dient diese Stärke als Reservestoff, der beim Wachsen des Pollenschlauches durch Vermittlung der von der Spitze desselben abgeschiedenen Diastase aufgezehrt wird, und außer Stärke treten bei verschiedenen Pflanzen auch Rohrzucker, Maltose und vielleicht auch Glukose im Griffel auf (vgl. auch GREEN 1895; LEITMEIER-BENNESCH 1923).

Das im Fruchtknoten befindliche ektotrophe Leitgewebe zeigt im wesentlichen dieselbe Beschaffenheit wie das im Griffel, auch die Schleimbildung ist von gleicher Art (SNOW 1893, REED 1903, JUEL 1887, 1907).

Den Vergleich der ektotroph leitenden Epidermiszellen mit Drüsenzellen, im besonderen mit dem drüsigen Antherentapetum, legen die Befunde SCHÜRHOFFS (1916, 1919b) nahe, der bei *Sambucus* und *Lilium martagon* in der Epidermis des Griffelkanals öfter Zellen mit zwei Kernen fand, die durch Mitose entstanden waren (vgl. dagegen LEITMEIER-BENNESCH 1923, S. 349). SCHÜRHOFF schreibt den leitenden Epidermiszellen die Ausscheidung einer auf die Pollenschläuche chemotropisch wirkenden Substanz zu.

Das endotrophe Leitungsgewebe besteht meist aus sehr langen, engen Zellen, deren Wände deutlich gequollen sind; oft hat es Ähnlichkeit mit einem Kollenchym. Durch das Quellen der Wände macht es oft den Eindruck, daß es aus Zellreihen besteht, die ihren seitlichen Zusammenhang aufgegeben haben und wie „lange, gegliederte Haare den Griffel in lockerer Weise erfüllen“ (ZIEGLER 1925). Bei *Oenothera*-Arten findet RENNER (1919b), daß im Leitgewebe des Griffels anfangs alle Querwände senkrecht auf den Längswänden stehen, „später tritt Verschiebung der Querwände durch gleitendes Wachstum ein und mitunter, wo große Interzellularräume es ermöglichen, völlige Isolierung der aneinander

vorbeiwachsenden Enden der Zellen“. Die lockere Beschaffenheit hat übrigens schon BEHRENS (1875) hervorgehoben.

Auf die Verbreitung und Verteilung des ektotrophen und endotrophen Leitgewebes im Griffel und im Fruchtknoten soll hier nicht näher eingegangen werden (vgl. diesbezüglich insb. CAPUS 1878, BEHRENS 1875, DALMER 1880, GUÉGUEN 1900, 1901—1902). Hier soll nur darauf hingewiesen werden, daß selbst innerhalb naher Verwandtschaft der Charakter des Leitgewebes wechseln kann. Ferner kann in demselben Griffel der Pollenschlauch zuerst endotrop, dann ektotrop wachsen. Daß das Vorhandensein eines Griffelkanals in zahlreichen Fällen nicht mit der Ausbildung eines ektotrophen Leitgewebes verknüpft ist, wurde bereits erwähnt.

In neuerer Zeit hat TSCHIRCH (1919) Ansichten ausgesprochen, welche geeignet sind, die Grenze zwischen endotrophem und ektotrophem Leitgewebe zu verwischen. Er stellt die wohlbegründete These auf, daß der Pollenschlauch immer im leitenden Gewebe vordringt, und zwar in einer kolloidalen, von der primären Membran oder Interzellularschicht sich ableitenden Membranschicht und unterscheidet folgende Hauptfälle:

1. Der Pollenschlauch bewegt sich in der verschleimten, subkutikularen Partie der Membran der inneren Epidermis des Griffelkanals.

2. An der Verschleimung nehmen auch tiefer liegende Zellschichten teil und die Pollenschläuche bewegen sich nicht nur in der subkutikularen Schleimmembran, sondern auch in der verschleimten Zwischenzellschicht der nächstfolgenden Zellreihen.

3. Es ist ein geschlossenes Leitgewebe, *tela conductrix*, vorhanden, das entweder oberflächlich oder im Innern der Narbe und des Griffels von unten nach oben streicht.

Die bisherigen Ausführungen und die mit ihnen im Einklang stehenden Ansichten TSCHIRCHS legen die Frage nahe, inwieweit der Pollenschlauch imstande ist, Lufträume frei zu durchwachsen, wie es vielfach angenommen wird. In allen Fällen, die bisher genauer untersucht worden sind, finden wir eine Bahn für den Pollenschlauch, die kontinuierlich von der Narbe bis zum Ovulum und zwar bis zur Mikropyle verläuft; diese Bahn ist ein Schleim, der entweder oberflächlich oder in einiger Tiefe verläuft, oder direkt das Innere eines Gewebes. Gibt es überhaupt Fälle, wo der Pollenschlauch tatsächlich von allen Seiten frei durch die Luft wächst? Sichere Beobachtung eines solchen Falles scheint auszustehen. Wenn ein Hohlraum im Fruchtknoten überbrückt wird, handelt es sich immer nur um eine so kurze Überleitung von einer Fläche auf eine andere, daß sich berührende Schleimüberzüge angenommen werden können.

Von den Fragen, die bei der Betrachtung der Anatomie des Leitgewebes auftauchen, ist die wichtigste wohl die: Folgt der Pollenschlauch nur dem Orte des geringsten Widerstandes und der besten Ernährungsbedingungen, wenn er von der Narbe bis zum Ovulum hinabwächst, oder gehen von verschiedenen Stellen der Bahn, insbesondere vom Ovulum Abscheidungen aus, welche die Richtung des Spitzenwachstums des Pollenschlauches bestimmen.

Was zunächst die Narbe betrifft, so ist zu betonen, daß jedenfalls das Keimen des Pollens auf ihr im allgemeinen ganz unabhängig von jeder Sekretion im Gynoeceum vor sich geht. Der Pollen keimt auf der

Narbe, weil hier diejenigen günstigen Keimungsbedingungen herrschen, die wir durch künstliche Bedingungen mit vollem Erfolg nachahmen können. Es sind ferner verschiedene Fälle bekannt, in denen der Pollen nicht nur auf der Narbe keimt, sondern auch ein mehr oder weniger großes Stück in den Griffel hinabwächst, bevor noch Embryosäcke, ja bevor noch überhaupt Samenanlagen ausgebildet sind, von denen nach der Ansicht mancher Forscher die Anlockung ausgeht. Das gilt nicht nur für manche Monochlamydeen, z. B. *Betula*, sondern auch für gewisse von DAHLGREN (1916) untersuchte Staticeae.

Es ist psychologisch verständlich, daß solche Forscher, die die Anatomie des Leitgewebes untersuchten und eine kontinuierliche Bahn von der Narbe bis zum Ovulum ausgebildet fanden, in erster Linie geneigt sein werden, anzunehmen, „daß dem Pollenschlauche das Wachstum in die Mikropyle hinein von außen aufge nötigt wird“ (DALMER 1880). Dagegen sind Forscher, die von lebenden Pollenschläuchen ausgehen, geneigt, die Bewegungen derselben als chemotropische Erscheinungen zu betrachten. In der Tat gibt es Erscheinungen, die dafür sprechen, daß vom Ovulum oder einem bestimmten Teile desselben Ausscheidungen ausgehen, die für Pollenschläuche anlockend wirken. MOLISCH (1893) beobachtete, daß Ovula von *Narcissus poeticus*, die dem Fruchtknoten entnommen und in Wasser gut abgespült worden waren, auf Pollenschläuche, die in einer ihnen zusagenden Zuckerlösung wuchsen, anlockend wirken. Übereinstimmende Versuche liegen von MIYOSHI (1894) vor, der hinzufügt, daß er wiederholt, aber nicht immer, die Ausscheidung stark lichtbrechender Tropfen an der Mikropyle gesehen habe. Das Auftreten einer schleimigen Substanz in der Mikropyle zur Zeit des Eintreffens von Pollenschläuchen wird von LAGERBERG (1909, S. 55) für *Adoxa* angegeben. Von einer Anzahl von Forschern wird betont, daß die vom leitenden Gewebe gebildete schleimige Substanz nicht nur rein mechanisch das Vordringen der Pollenschläuche begünstigt oder ermöglicht, sondern auch die vom Ovulum ausgeschiedenen, chemotaktisch wirksamen Stoffe löst (REED 1903, KIRKWOOD 1905, 1906, FOLSOM 1916, HÅKANSSON 1921 u. a.). Man kann sich dann die Bewegungen des Pollenschlauches so denken, daß dieser zunächst rein mechanisch in dem vom Leitgewebe gebildeten Schleim eine Zeitlang von der Narbe aus hinabwächst und früher oder später in den Bereich der chemotaktisch wirksamen Substanzen gelangt, und diese Auffassung wird z. B. von KIRKWOOD 1906, LLOYD 1904, MIYOSHI 1894, TOKUGAWA 1904 vertreten und dürfte auch wahrscheinlich für die Mehrzahl der Angiospermen zutreffen.

Wenn vom Ovulum chemotaktisch wirksame Stoffe erzeugt werden, entsteht die Frage, von welchem Teile desselben die Absonderung ausgeht, da es ja von vorneherein unwahrscheinlich ist, daß dem Ovulum als Ganzem diese Fähigkeit zukommt. Die am meisten vertretene oder wenigstens wiederholte Ansicht geht auf STRASBURGER (1884 a, 1886, S. 97) zurück, der darauf hinwies, daß die Synergiden einen Stoff ausscheiden, der auf die Pollenschläuche anlockend wirke, und daß die Streifung dieser Zellen (Fadenapparat), die von feinen Porenkanälen herrühre, mit dieser Funktion zusammenhänge. Der Umstand, daß die Ausbildung eines Fadenapparates nicht allgemein ist, braucht nicht als entscheidend gegen diese Ansicht ins Treffen geführt zu werden. Daß

sie aber mindestens nicht allgemein richtig sein kann, zeigen Embryosäcke, denen Synergiden fehlen, wie z. B. bei *Plumbagella*, ferner die Beobachtung, daß bei *Juglans* Pollenschläuche auch in taube Samenanlagen, wo der Embryosack unentwickelt geblieben ist, eindringt (NAWASCHIN und FINN 1913). Allerdings liegen wieder bei anderen Pflanzen Beobachtungen vor, daß, wenn nicht schon von den Synergiden, so doch vom Embryosack eine anlockende Wirkung auf den Pollenschlauch ausgeht. GEERTS (1909) fand, daß in sterilen Samenanlagen von *Oenothera Lamarckiana* niemals Pollenschläuche eingedrungen waren, während sie in fertilen Samenanlagen niemals fehlten. In gleiche Richtung weisen Beobachtungen LONGOS (1914) an einer parthenokarpen Rasse von *Crataegus Azarolus*. Diese besitzt befruchtungsfähigen Pollen und ein normal entwickeltes Leitgewebe bis zum Ovulum; die Blüten sind jedoch steril, da sie keine Embryosäcke enthalten. LONGO fand nun, daß Pollenschläuche bis zur Mikropyle gelangen, aber nicht in diese eindringen.

Nach allem dürfte es wohl richtig sein, anzunehmen, daß der chemotaktische Stimulus bei der Mehrzahl der Angiospermen von dem Embryosack ausgeht. Die Synergiden im besonderen dafür verantwortlich zu machen, dürfte vielleicht ebenso hypothetisch sein, wie die von MATHEWSON (1906) ausgesprochene Vermutung, daß der Eiapparat oder die Eizelle die Ausscheidung der anlockenden Stoffe besorge, oder diejenige KIRKWOODS (1906), der dem primären Endospermkern eine solche Aufgabe zuteilt.

Im Fruchtknoten finden wir vielfach Einrichtungen, welche für die Überleitung der Pollenschläuche von dem Leitgewebe zur Mikropyle des Ovulums von Bedeutung sind. Die auffallendsten Bildungen dieser Art sind unter dem Namen Obturator bekannt, eine von BAILLON im Jahre 1880 aufgebrachte Bezeichnung. Der typische Obturator ist sowie das Ovulum eine Wucherung (Emergenz) der Plazenta, aber kein Homologon desselben. Für keinen einzigen Fall ist je der Nachweis erbracht worden, daß der Obturator ein verkümmertes oder umgebildetes, einer besonderen Funktion angepaßtes Ovulum sei; er muß als Neubildung angesehen werden (RUEHLE 1924). Der Obturator der Euphorbiaceae (SCHWEIGER 1905) entsteht aus zwei Teilen, deren jeder dem Rand eines und desselben eingebogenen verwachsenen Fruchtblattes entspringt, erscheint aber im ausgebildeten Zustande einheitlich. Er schiebt sich als Leitgewebe, und zwar als endotrophes, zwischen Plazenta und Nuzellus derart ein, daß beide in direkte Verbindung treten. Entweder wächst in der genannten Familie der Obturator in die Mikropyle hinein bis zum Nuzellus oder dieser wächst aus der Mikropyle heraus und stellt auf diese Weise den Kontakt mit dem Nuzellus her (vgl. darüber auch SCHLOTTERBECK 1896, 1898). Eine Ausnahme bildet *Mercurialis*, insofern beide nicht in Berührung kommen, „dagegen finden wir zwischen Obturator und Nuzellusspitze das Exostom ausgekleidet mit langgestreckten Zellen, die in bogigen Reihen verlaufen und so die Verbindung zwischen Obturator und Nuzellusspitze herstellen“ (SCHWEIGER 1905). In seinem Bau erinnert der Obturator der Euphorbiaceae sehr an das endotrophe Leitgewebe eines Griffels. Auf der Außenseite entstehen zahlreiche Schläuche, welche begierig Farbstoffe wie Jodgrünfuchsin, Hämatoxylin usw. aufnehmen; ferner ergaben „Reaktionen mit Rutheniumrot den Nachweis für das Vorhandensein von viel Schleim-

substanzen in den Zellwänden“ (SCHWEIGER 1905). Der Obturator kann aber auch die Eigenschaften eines ektotrophen Leitgewebes haben, so z. B. bei *Prunus*, wo er eine plasmareiche, schwach papillöse Epidermis besitzt (RUEHLE 1924; über den Obturator der Rosaceae vgl. ferner PECHOUTRE 1902, JUEL 1918).

Im allgemeinen wäre noch hervorzuheben, daß den Obturatoren stets Gefäßbündel fehlen (RUEHLE 1924) und daß sie ferner auch dann, wenn sie in die Mikropyle hineinwachsen, an der Samenbildung keinen Anteil haben (NETOLITZKY 1926, S. 3).

Eine eigentümliche Bildung des Ovulums, die jedenfalls im Dienste der Überleitung des Pollenschlauches steht, ist bei *Polygonum*-Arten bekannt. An der Spitze des Nuzellus von *Polygonum persicaria* befindet sich zur Zeit des fertig ausgebildeten Embryosackes ein langer, aus zwei Zellreihen gebildeter Fortsatz, der aus der vom inneren Integument gebildeten Mikropyle heraus- und ziemlich weit in den Griffelkanal hineinragt. SOUÈGES (1919/20), der seine Entstehung genau verfolgt hat, vergleicht ihn mit einem riesigen Trichogyn oder mit dem langen Hals eines Moosarchegons und seine Bildung wird dadurch eingeleitet, daß sich etwa zur Zeit, da sich das Archespor differenziert, eine Epidermiszelle am Nuzellusscheitel durch eine perikline Wand teilt. Vgl. auch die Angaben HOFMEISTERS (1849) über *Polygonum orientale*; ferner Seite 126, Abb. 13, Fig. 3, 5 und 14¹⁾.

Den typischen Obturatoren sehr nahe stehend und in ihrer Funktion vollkommen übereinstimmend sind die Bildungen, wie sie bei der Mehrzahl der Thymelaeaceae vorkommen. Es handelt sich aber bei diesen um sehr verlängerte Zellen, die der Basis des Griffelkanals entspringen und bisweilen in wirkliche Haare auswachsen (GUÉRIN 1915, STRASBURGER 1909a).

Haarbildungen sind überhaupt vielfach an der Überleitung des Pollenschlauches zur Mikropyle beteiligt. Sie treten häufig auf derjenigen Seite des Funikulus auf, die der Mikropyle zugewendet ist. Wenn sie auch nicht in die Mikropyle eindringen, zeigen sie ihre Bedeutung dadurch an, daß sie gegen die Mikropyle zu gerichtet sind, z. B. bei *Didiera* (PERROT und GUÉRIN 1903), *Kuta graveolens* (SCHLOTTERBECK 1896, 1898). Bei *Acer* beobachtete TAYLOR (1920) Haarbildungen, welche an derjenigen Stelle des Funikulus auftreten, wo das äußere Integument mit dem Funikulus zusammenhängt; sie bilden zur Zeit der Befruchtung eine ansehnliche Bedeckung und ihre Außenwände sind zu einer gelatinösen Masse aufgequollen. Ähnliche Funikularhaare treten auch bei *Tetragonia expansa* (HUBER 1924) und bei den Umbelliferen auf; bei *Hydrocotyle* z. B. sind sie ein- oder zweizellig, reich an Stärke, die nach der Befruchtung schwindet, ihre Wände zu dieser Zeit dick, also aufgequollen und ihre gegen die Mikropyle gerichtete Lage weist auf ihre Bedeutung für die Überleitung des Pollenschlauches hin (HÅKANSSON 1923, CAMMERLOHER 1910, S. 298). Haare anderen Ursprunges, nämlich aus der inneren Mündung des Narbenkanales entspringend, beschreibt ROWLEE (1896) für *Arisaema triphyllum*; sie sind

¹⁾ Dieser Nuzellusfortsatz tritt auch bei *Polygonum divaricatum* auf, dagegen fehlt er bei *P. aviculare* LONAY (1922a). — Bei Vertretern der Scitamineae beobachtete SCHACHNER (1924), daß die Epidermiszellen an der Spitze des Nuzellus zu langen, aus der Mikropyle herausragenden Schläuchen auswachsen.

keulenförmig und reichen nahe an die Mikropyle des basalen, atropen Ovulums heran¹⁾. Hierher gehören wohl auch die bei *Scilla patula* auf den Plazenten auftretenden Haare, deren Zellinhalt HUIE (1895) näher studiert und in denen er reichlich Reserveeiweißstoffe in Form von Körnchen und Kristalloiden gefunden hat. Der Autor nimmt auch an, daß das Vorkommen dieser Stoffe mit der Ernährung der Pollenschläuche in Zusammenhang stehe. Ähnliche Befunde machte er bei *Hyacinthus*-Arten.

In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, daß sehr auffallende Haare auch in der Mikropyle von Kompositen auftreten, so bei *Helianthus*, *Crepis* nach GUIGNARD (1893) und bei *Lactuca muralis* und anderen Cichorieae nach DAHLGREN (1920). Am Endostom von *Ixolirion Palassii* beobachtete SCHLIMBACH (1924) große Schleimpapillen, „die als Leitungsapparat für den Pollenschlauch dienen dürften“.

Die angeführten Beispiele von Haarbildungen, die verschleimenden Wände, die gegen die Mikropyle gerichtet sind und im Dienste der Überleitung der Pollenschläuche zum Ovulum stehen, dürfen jedoch nicht den Eindruck erwecken, daß sich diese Überleitung stets ektotroph vollziehe. Abgesehen von den chalazogamen Monochlamydeen, deren Besprechung in anderem Zusammenhang erfolgen wird, abgesehen von den Pflanzen mit endotrophem Obturator, wie den Euphorbiaceae und den Plumbaginaceae (über diese vgl. DAHLGREN 1916), gibt es auch unter den übrigen Angiospermen Formenkreise, wo die Pollenschläuche auch im Fruchtknoten endotroph bis zur Mikropyle oder fast bis zu dieser geleitet werden. So z. B. bei den Nyctaginaceae, wo sich nach HEIMERL (1887) das endotrophe Leitgewebe des Griffels im Innern der Wand des Fruchtknotens fortsetzt bis zu dessen Basis. Ein ganz kurzes Stück verläuft der Pollenschlauch auf dem ektotrophen Leitgewebe der Plazenta und dringt dann in die Mikropyle ein, welche von Schleim erfüllt ist, der aus dem Nuzellusgewebe hervorgegangen ist. Noch mehr endotrop wird der Pollenschlauch bei den Valerianaceae geleitet, nämlich bis in den Funikulus hinein, der infolge der apotropen Anheftungsweise über die Mikropyle hinwegzieht. Oberhalb dieser durchbricht der Pollenschlauch die Epidermis des Funikulus und wächst in die Mikropyle hinein. „Der Pollenschlauch zeigt somit einen Verlauf, der nur durch Aporogamie mehr endotrop werden könnte“ (ASPLUND 1920).

4. Verhalten des Pollenschlauches im Ovulum

Der Pollenschlauch dringt, innerhalb der Samenanlage angelangt, zum Embryosack vor. Nach dem Orte, wo er diesen erreicht, können wir verschiedene Arten des Verhaltens unterscheiden (PIROTTA und LONGO 1901):

- I. Basigamie¹⁾: der Pollenschlauch wächst von der chalazalen (antipodalen) Seite an den Embryosack heran.

¹⁾ Ähnliche, aber dem Grunde des Fruchtknotens entspringende Haare bei *Lagenandra lanceifolia* (SVEDELIUS 1910).

²⁾ VAN TIEGHEM (1897) verwendet die Ausdrücke Akrogamie und Basigamie in anderem Sinne; er verwendet sie auch für den Pollen und bezeichnet hier als basigam solchen Pollen, der den Schlauch am vegetativen, als akrogam solchen, der den Schlauch am generativen Pol des Pollenkorns erzeugt.

- II. Akrogamie: der Pollenschlauch wächst zum mikropylaren Ende des Embryosackes.
- III. Mesogamie: intermediäres Verhalten zwischen I. und II.; der Pollenschlauch wächst von der Seite her an den Embryosack heran.

Mit dem Ausdruck Basigamie synonym ist das Wort Chalazogamie. Eine andere wichtige Unterscheidung ist die, ob der Pollenschlauch durch die Mikropyle zum Embryosack vordringt — Porogamie oder keine Mikropyle benutzt — Aporogamie. Die Ausdrücke Akrogamie und Porogamie decken sich nicht. Der Pollenschlauch kann sich akrogam verhalten, ohne daß er eine Mikropyle durchwächst. Basigames und mesogames Verhalten ist naturgemäß immer aporogam.

Das gewöhnliche Verhalten unter den Angiospermen ist, daß der Pollenschlauch durch die Mikropyle zum Eiapparat des Embryosackes vordringt. Dabei durchbohrt er entweder ein Stück des Nuzellus, wenn ein solcher zur Zeit der Befruchtung vorhanden ist, oder er dringt direkt in den Embryosack ein, wie bei den meisten tenuinuzellaten Pflanzen, wo der Nuzellus frühzeitig degeneriert. Das Eindringen des Pollenschlauches vollzieht sich in manchen Fällen unter besonderen Umständen. Die Verästelungen des Pollenschlauches bei Malvaceae, Oenotheraceae und Cucurbitaceae wurden schon früher erwähnt. Bei *Cucurbita* beschreibt LONGO (1901a, 1905a), daß der sehr viel Stärke enthaltende Pollenschlauch in der kegelförmigen, in die Mikropyle stark vordringenden Spitze des Nuzellus eine blasenförmige Erweiterung ausbildet, deren Durchmesser größer ist als der des Embryosackes. Aus dieser Erweiterung wachsen blind endigende Schläuche hervor, die sich meistens mehr oder weniger verzweigen, in den Nuzellus und das innere Integument eindringen, zwischen den beiden Integumenten sich ausbreiten und selbst in das Gewebe des äußeren Integumentes hineinwachsen können. Da diese Verästelungen erst nach der Befruchtung entstehen, sieht LONGO in ihnen ein Organ zur Ernährung des Embryos, also ein Haustorium. Zugunsten seiner Ansicht scheint dem Autor u. a. die Tatsache zu sprechen, daß solche Samen, in denen infolge von Störungen kein Embryo entwickelt wurde, die aus der blasenförmigen Erweiterung hervorwachsenden Schläuche fehlen (über die Frage der „Pollenschlauchhaustorien“ vgl. im übrigen die Ausführungen in dem Abschnitte, der über Haustorien handelt). Vgl. auch S. 264, Abb. 30, Fig. 2—5.

Ein ähnliches Verhalten des Pollenschlauches ist durch die Untersuchungen HOFMEISTERS (1847), E. WERNERS (1915), TÄCKHOLMS (1915) für die Oenotheraceae bekannt. Der ebenfalls sehr stärkereiche Pollenschlauch zeigt sich hier nach dem Eindringen in den Nuzellus beträchtlich verdickt, seine Membran ist ebenfalls mächtiger geworden¹⁾ und vielfach werden Verzweigungen ausgebildet, die in den Nuzellus und in die Integumente eindringen. E. WERNER hat diesem Verhalten des Pollenschlauches eine ernährungsphysiologische Bedeutung zugeschrieben. „Auf diese Weise wird als Ersatz für die fehlenden Antipoden für eine schnelle und ausgiebige Ernährung gesorgt; einerseits ist die Ausbildung des

¹⁾ Damit hängt es wohl zusammen, daß gerade bei den Oenotheraceae der Pollenschlauch auch vielfach noch im reifen Samen nachzuweisen ist (HOFMEISTER 1847, WERNER 1915).

Embryosackes vereinfacht und andererseits erhält er Nahrung von beiden Seiten.“ Zum Teil kommt es auch vor, daß der Pollenschlauch nicht durch die Mikropyle zum Embryosacke gelangt, sondern vom Funikulus aus quer durch die Integumente zum Nuzellusscheitel wächst, wie von WERNER (1915) an *Epilobium* gesehen wurde. Auch TÄCKHOLM (1915) beschreibt bei dieser Gattung ähnliches Verhalten des Pollenschlauches, vor allem ein Durchbohren oder Aufzehren des Endwulstes des äußeren Integumentes, doch sah er nie, daß das innere Integument vom Pollenschlauche durchwachsen wurde. Da er auch bisweilen typische Porogamie bei *Epilobium* sah, ist diese Gattung ein Beispiel dafür, daß innerhalb einer Gattung Porogamie, Mesogamie und Zwischenformen von beiden auftreten. Auch bei *Clarkia elegans* sah TÄCKHOLM (1915) außer der typischen Porogamie einen Fall, wo der Pollenschlauch „von der Plazenta aus quer durch das äußere Integument wuchs und zwischen den Lippen des inneren Integumentes bis zur Nuzellusspitze hineindrang“; ferner wird bei *Boisdualia* vom Pollenschlauch auf dem Wege vom Funikulus zur Mikropyle der im Wege stehende Integumentwulst etwas aufgezehrt.

Aporogamie kann auf verschiedene Weise zustande kommen. Zunächst dann, wenn der Embryosack aus der Mikropyle heraustritt, was unter anderem bei *Torenia*-Arten (STRASBURGER 1884 a), bei *Philadelphus coronarius* (GÄUMANN 1919, VAN DER ELST 1909), bei *Utricularia vulgaris* (WYLIE und YOCOM 1923) stattfindet. Bei letzterer Pflanze ist das Verhalten des Pollenschlauches genauer beschrieben. Dieser erreicht nicht direkt den Eiapparat, sondern dringt in einen Lappen des hervorquellenden Embryosackes ein. Er wächst dann, ohne sich zu entleeren, zu einer der beiden Synergiden. Die Autoren betrachten dieses Verhalten als eine Instanz zugunsten der anlockenden Funktion der Synergiden. In anderen Fällen kommt Aporogamie dadurch zustande, daß die Mikropyle durch Verwachsung vollständig geschlossen wird, so bei *Ficus carica* (LONGO 1905 b, 1911 a, TISCHLER 1913), bei *Cynomorium coccineum* (PIROTTA und LONGO 1900, JUEL 1903 b). In der Mikropylargegend findet sich in diesen Fällen ein mehr oder weniger scharf abgegrenztes, plasmareiches Gewebe, das vom Pollenschlauche durchwachsen wird (vgl. Abb. 31, Fig. 4). Bei *Gunnera* wird nach SAMUELS (1912) während des vierkernigen Stadiums des Embryosackes die Mikropyle durch Verwachsung des inneren Integumentes verschlossen und der Pollenschlauch muß diese endotrop durchdringen. Mikropylenverschluß ist ferner unter den Rosaceae weit verbreitet, wo er von MURBECK (1901 a, 1901 b) für *Alchemilla*, von ALBANESE (1904) für *Sibbaldia procumbens*, von JUEL (1918) für *Ulmaria filipendula*, *Fragaria*-, *Rubus*- und *Rosa*-Arten, *Agrimonia eupatoria*, *Poterium muricatum*, *Dryas*, *Waldsteinia*, *Geum*, *Fallugia* festgestellt worden ist. Alle Rosaceae, die eine Mikropyle besitzen, sind porogam; die übrigen zeigen in bezug auf den Verlauf des Pollenschlauches etwas verschiedenes Verhalten. Bei *Rubus* setzt „der vom Funikulus kommende Pollenschlauch an der Oberfläche der Integumentspitze sein ektotropes Wachstum fort und erst in der Mitte dieser Fläche angelangt, dringt er in vertikaler Richtung in das Integument hinein, so daß es aussieht, als wüchse er in einer Mikropyle. Bei den übrigen Rosoideen und bei *Fallugia* dringt er in schiefer oder fast horizontaler Richtung durch das Integument, wobei er sich so ziemlich an die Medianebene hält. Bei *Geum* findet aber das Eindringen seitlich

von dieser statt . . . *Ulmaria* zeigt einen noch weitergehenden Endotropismus, indem der Pollenschlauch schon in das Gewebe des Funikulus eindringt“. Wie *Ulmaria* verhalten sich auch *Alchemilla* und *Sibbaldia*. JUEL betrachtet mit Recht die Porogamie bei den Rosaceae als das ursprüngliche, die Aporogamie und den Mikropylenschluß als das abgeleitete Verhalten, da alle Aporogamen nur ein Ovulum im Fruchtknoten enthalten oder einsamige Früchte besitzen.

Aporogamie ist aber durchaus nicht unbedingt mit Verschluß der Mikropyle verknüpft. Das zeigt der von RÖSSLER (1911) beschriebene Fall von *Acer negundo*, wo der Pollenschlauch trotz der weit geöffneten

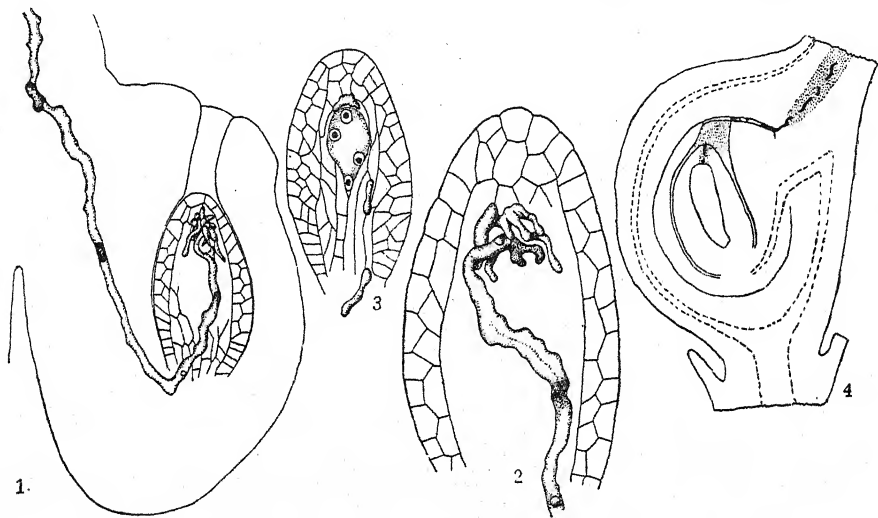


Abb. 31. Fig. 1—3. Verlauf des Pollenschlauches bei *Betula alba*. Fig. 1. Optischer Durchschnitt durch eine aufgehellte Samenanlage; im Pollenschlauch zwei dunkle Kallosepfropfen. Fig. 2. Pollenschlauch im aufgehellten Nuzellus; er umwindet den Embryosack spiralig und treibt in der Gegend der Mikropyle zahlreiche Ausläufer. Fig. 3. Schnitt durch einen Nuzellus mit vierkernigem Embryosack; einige Stücke des Pollenschlauches, der bereits den Embryosack erreicht hat, liegen im Schnitt. — Fig. 4. Verlauf des Pollenschlauches bei *Ficus carica*; das inhaltsreiche Leitgewebe im Griffel und in der Mikropylargegend punktiert. — Fig. 1—3 nach S. NAWASCHIN, Fig. 4 nach LONGO. — Vergr.: Fig. 1 270 fach, Fig. 2 345 fach, Fig. 3 374 fach, Fig. 4 schwach vergr.

Mikropyle¹⁾ interzellulär das innere Integument durchwächst. Das zeigt vor allem das Verhalten von *Ulmus pedunculata* und *montana*, wo NAWASCHIN (1898b) genaue Angaben über den Verlauf des Pollenschlauches gebracht hat. Das anatrophe Ovulum von *Ulmus* besitzt einen großen, in eine Spitze endigenden Nuzellus; die Spitze ragt in die weite, von dem inneren Integument gebildete Mikropyle hinein. Zwischen dem inneren und dem äußeren Integument befindet sich ein großer Zwischen-

¹⁾ Oder vielleicht gerade wegen der weit geöffneten Mikropyle! Eine solche scheint nicht einmal sehr geeignet zu sein zur Aufnahme des Pollenschlauches, wie auch von anderer Seite vermutet wird: „Unsere Beobachtungen der Befruchtungsvorgänge bei den Angiospermen führen uns . . . zur Annahme, daß eine weitklaffende Mikropyle den Pflanzenarten meistens eigen ist, deren Pollenschläuche den Mikropylkanal vermeiden, so z. B. der Birke, der Ulme. Im Gegenteil, erscheint sehr enge Mikropyle charakteristisch für die porogamen Pflanzen“ (NAWASCHIN und FINN 1913, S. 7).

raum, die „Tasche“. Der Pollenschlauch wächst nun, sich oft verzweigend, endotrop durch den Funikulus, überbrückt an irgend einer Stelle die Tasche, durchwächst das innere Integument und die Nuzellusspitze, um dann von oben her den Embryosack zu erreichen. Im einzelnen zeigt der Verlauf des Pollenschlauches eine gewisse Unbeständigkeit. Namentlich kann die Überbrückung der Tasche in verschiedener Höhe des Embryosackes erfolgen, bisweilen auch in der Höhe der Chalaza. Soweit aber bekannt, kommt es nie zu einer wirklichen Chalazogamie. NAWASCHIN sieht in dem Verhalten des Pollenschlauches bei *Ulmus* ein intermediäres Verhalten zwischen Porogamie und Chalazogamie und LONGO bezeichnet es als ein typisches Beispiel für seinen Begriff der Mesogamie. Wir können jedoch auch ohne weiteres von Akrogamie sprechen, denn der Pollenschlauch erreicht auch in diesem Falle den Embryosack, soweit wenigstens bekannt ist, stets von oben, also an der mikropylaren Seite. Wenn wir das Wesen der Mesogamie darin sehen, daß der Pollenschlauch den Embryosack in der Region zwischen Chalaza und Mikropyle erreicht, dürfte sich überhaupt unter den Angiospermen kaum ein Beispiel finden, das diesem Inhalt des Begriffes entspricht. Das hindert nicht, in dem Verhalten von *Ulmus* mit NAWASCHIN ein solches zu sehen, das in mancher Hinsicht mit dem der Chalazogamen übereinstimmt. Vor allem fehlt ein sezernierendes Leitgewebe und daher kommt auch die Variabilität im Verlauf des Pollenschlauches.

SHATTUCK (1905) fand bei *Ulmus americana* dieselbe Verästelung und dasselbe anscheinend ziellose Vordringen des Pollenschlauches durch den Funikulus, die Integumente und gelegentlich den Nuzellus, wie es NAWASCHIN für *U. pedunculata* und *montana* beschrieben hat. In einigen wenigen Fällen wurden anastomosierende Verzweigungen um das mikropylare Ende herum beobachtet. Aber meist dringt der Pollenschlauch durch die Mikropyle ein, ohne sich zu verzweigen. Von Interesse ist die Beobachtung, daß verspätete, d. h. nach der Befruchtung eindringende Pollenschläuche die Tendenz zeigten, zum antipodalen Ende des Embryosackes zu wachsen und gelegentlich die Chalaza erreichten.

Eine bemerkenswerte Art der Aporogamie hat GRAF (1921) bei *Populus tremula* beobachtet. Der Pollenschlauch dringt in das Integument von der Seite her ein, wächst endotrop bis in die Gegend der Mikropyle, ohne jedoch in diese zu gelangen. Er umgeht sie vielmehr im Bogen und erreicht dann die aus dem Nuzellus herausragende Spitze des Embryosackes (Abb. 32, Fig. 4). Inwieweit dieser Verlauf des Pollenschlauches

Erklärung zu nebenstehender Abbildung

Abb. 32. Fig. 1—3. *Juglans nigra*. Fig. 1. Weg der in die Samenanlagen eindringenden Pollenschläuche; zwei Pollenschläuche, der eine rechts, der andere links, dringen durch die ganze Länge der „Samenanlagenflügel“ und durch die Chalaza bis zur Mitte des Nuzellus, wo sie sich verlieren; im rechten Flügel noch ein weiterer Pollenschlauch; der vierte Pollenschlauch geht bis zur Mikropyle herunter, wächst aber in das Integument hinein, wo er sich stark verzweigt; endlich ist neben dem Embryosack der fünfte Pollenschlauch zu sehen. — Fig. 2. Nuzellus und Chalaza mit zwei eindringenden Pollenschläuchen; beachte den Unterschied des Verlaufes derselben in der Chalaza und im Nuzellus. — Fig. 3. Verlauf des Pollenschlauches zwischen den Zellen in der Gegend, wo derselbe in den Nuzellus eindringt. — Fig. 4. Verlauf des Pollenschlauches in der Samenanlage von *Populus tremula*; der seitlich eindringende, endotrop wachsende Pollenschlauch umgeht die Mikropyle, was durch punktierte Linien angedeutet ist, und wächst dann zum Scheitel des Embryosackes. — Fig. 1—3 nach NAWASCHIN und FINN, Fig. 4 nach GRAF. — Vergr.: Fig. 1 120 fach, Fig. 2 250 fach, Fig. 3 850 fach.

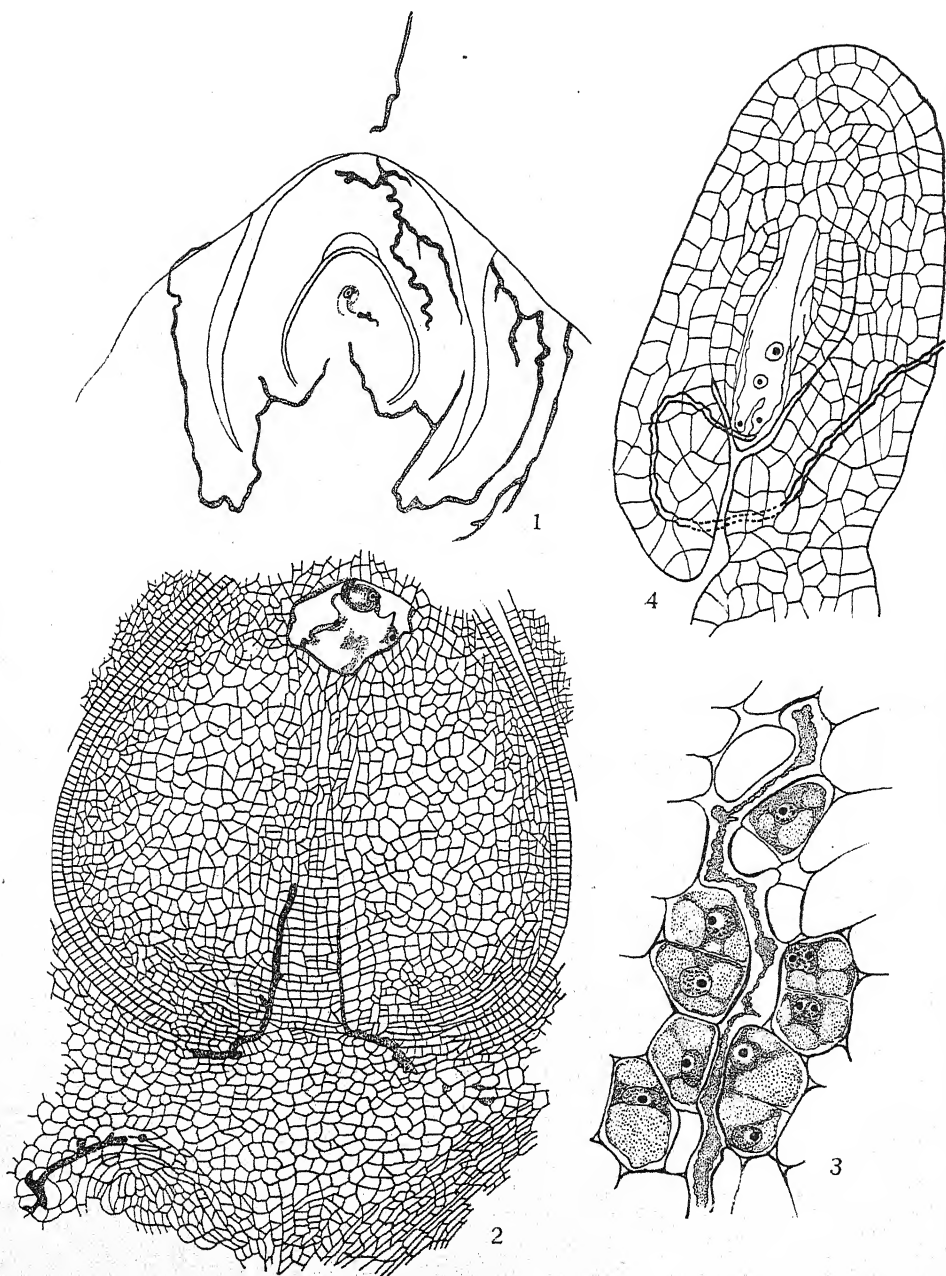


Abb. 32.

(Erklärung nebenstehend)

in der Familie verbreitet ist, wissen wir nicht ganz genau. CHAMBERLAIN (1897) bildet bei *Salix*-Arten einen Pollenschlauch ab, der durch die Mikropyle zum Embryosack gelangt.

Besondere Beachtung unter den verschiedenen Arten der Aporogamie verdient die Basigamie oder — wie sie häufiger genannt wird — Chalazogamie. Zuerst von TREUB bei *Casuarina* entdeckt, später von NAWASCHIN, BENSON u. a. nachgewiesen, ist sie vor allem wichtig wegen ihrer systematischen Bedeutung.

Bei *Casuarina* verläuft der Pollenschlauch vollkommen endotrop. Von der Plazenta aus wächst er durch den Funikulus in die Chalaza. Er bildet auf seinem Wege Verzweigungen aus, die manchmal die Oberfläche erreichen. Bei seinem weiteren Vordringen in den Nuzellus scheint er ebensowenig wie vorher einer bestimmten Bahn zu folgen. Er scheint meistens in einen der Blindsäcke einzutreten, welche die in größerer Anzahl auftretenden Embryosäcke gegen die Chalaza zu ausbilden (TREUB 1891, FRYE 1903).

Bei *Betula* (NAWASCHIN 1894a) wächst der Pollenschlauch, nachdem er eine gewisse Ruhezeit in der Narbenbasis durchgemacht hat (vgl. S. 277), während welcher das Ovulum ausgebildet und die Entwicklung des Embryosackes eingeleitet wird, durch den Funikulus und die Chalaza in den Nuzellus und zwar bis zum Scheitel des Embryosackes, wo sich an Stelle der desorganisierten Schwesterzellen des Embryosackes ein Hohlraum befindet (vgl. Abb. 31, Fig. 1—3). Bis hierher gelangt, er zu einer Zeit, da der Embryosack meist erst vier Kerne enthält. Nach der Ausbildung des Eiapparates treten aus dem Pollenschlauche eine Anzahl langer Fortsätze und Verzweigungen heraus, die den Embryosack nicht selten bis zur Basis umfassen. Ähnliche Wucherungen des Pollenschlauches hat WOLPERT (1910) bei *Alnus alnobetula* wiedergefunden, wo ebenfalls der Pollenschlauch durch die Chalaza eintritt. Auch bei *Carpinus* (BENSON, SANDAY und BERRIDGE (1906)) ist ähnliches bekannt. Der Pollenschlauch kann auch hier den Nuzellus erreichen, bevor der Embryosack vollkommen ausgebildet ist; er bildet in diesem Falle Verzweigungen aus, die den Embryosack mehr oder weniger umschlingen und dasselbe tritt ein, wenn der Embryosack aus irgendeinem Grunde zugrunde gegangen ist. Die Bahn, die der Pollenschlauch einschlägt, zeigt auch hier die gewisse, für die Chalazogamen so bezeichnende Variabilität. In der Raphe verläuft sie entweder beim Gefäßbündel oder nahe der Nuzelluswand oder zwischen beiden. In der Regel tritt der Pollenschlauch bei der Basis in den Embryosack ein, bisweilen aber auch seitlich, in einiger Entfernung von der Basis.

Zur Charakteristik der Chalazogamie sei ferner das Verhalten des Pollenschlauches bei *Juglans* angeführt (NAWASCHIN 1895a, 1897, KARSTEN 1902, NICOLOFF 1904/05, NAWASCHIN und FINN 1913). Der Pollenschlauch steigt innerhalb der Fruchtknotenwand interzellulär hinab, nur selten ragt er in die spaltenförmige Fruchtknotenhöhle hinaus, dringt alsdann in den flügel förmigen Auswuchs, das äußere Integument nach der Auffassung mancher Autoren, an dieser oder jener Seite der Basis der Samenanlage und durch die Chalaza in den Nuzellus hinein (vgl. Abb. 32, Fig. 1—3). Meistens findet sich mehr als ein Pollenschlauch in einer Samenanlage (NAWASCHIN und FINN 1913). Es zeigt sich, daß die Bahnen, die die Pollenschläuche zurücklegen, ziemlich unbestimmt sind,

und es zeigt sich auch, daß bisweilen zwei Pollenschläuche in entgegengesetzten Richtungen wachsen, also von einem chemischen Reize, der die Richtung des Wachstums bestimmt, keine Rede sein kann. Vielmehr bewegt sich der Pollenschlauch „nach der Richtung des geringsten Widerstandes, d. h. den vorhandenen Zellreihen, bezw. Zellschichten entlang“. Das Eindringen des Pollenschlauches in den Nuzellus durch die Chalaza beruht darauf, daß der axile Zellstrang im Nuzellus eine deutliche Reihenanordnung zeigt; „der Pollenschlauch wächst nach der Richtung der Spaltbarkeit“ und zeigt in seinem interzellulären Wachstum Übereinstimmung mit *Sclerotinia Betulae*, die von der Narbe bis in das Ovulum der Birke wachsend, derselben Regel folgt (NAWASCHIN und FINN 1913).

Diese Beispiele mögen genügen, um diejenigen Erscheinungen hervorzuheben, die die Chalazogamie näher charakterisieren. NAWASCHIN (vgl. NAWASCHIN und FINN 1913, S. 14) sieht nun in dem Verhalten des Pollenschlauches der chalazogamen Angiospermen ein primitives Verhalten, dagegen in der bei der Hauptmasse der Angiospermen vorkommenden „genau funktionierenden Einrichtung in Verbindung mit nicht minder genauer Ökonomie in der Erzeugung des Pollens bezw. des Pollenschlauches“ den abgeleiteten Zustand. Mit Rücksicht auf die Diskussion, die diese Ansicht hervorgerufen hat, erscheint es notwendig, zunächst die Verbreitung der Chalazogamie an Hand einer Aufzählung zu charakterisieren:

<i>Casuarina suberosa</i>	TREUB 1891
„ <i>Rumphiana</i>	„ 1891
„ <i>glauca</i>	„ 1891
„ <i>stricta</i>	FRYE 1903
<i>Betula alba</i>	NAWASCHIN 1894, BENSON 1894
<i>Alnus glutinosa</i>	BENSON 1894
„ <i>alnobetula</i>	WOLPERT 1910, NAWASCHIN 1899b
<i>Corylus avellana</i>	NAWASCHIN 1899c
<i>Carpinus betulus</i>	BENSON, SANDAY und BERRIDGE 1906
<i>Juglans regia</i>	{ NAWASCHIN 1895, KARSTEN 1902, NAWASCHIN und FINN 1913
„ <i>nigra</i>	
„ <i>cordiformis</i>	
<i>Carya amara</i>	„ 1902
„ <i>tomentosa</i>	„ 1902
„ <i>olivaeformis</i>	BILLINGS 1903, J. G. und N. C. WOODROOF 1927
<i>Pterocarya fraxinifolia</i>	KARSTEN 1902.

Wir sehen somit, daß die Chalazogamie nach unseren jetzigen Kenntnissen auf die Familien der Casuarinaceae, Betulaceae und Juglandaceae beschränkt ist. Dagegen ist bei den nahestehenden Familien der Fagaceae (*Quercus robur* nach KLEBELSBERG 1910, *Qu. velutina* nach CONRAD 1900, *Fagus silvatica* nach BENSON 1894)¹⁾, *Castanea vulgaris* nach BENSON 1894) und der Myricaceae (*Myrica Gale* nach KERSHAW 1909a und *Myrica Lobii* nach TREUB 1891) ausdrücklich Porogamie festgestellt worden.

¹⁾ NAWASCHIN (1894) vermutete bei *Fagus silvatica* ähnliches Verhalten wie bei *Ulmus*.

Als Ausnahmserscheinung wurde jedoch Chalazogamie oder wenigstens ähnliches auch in anderen Verwandtschaftskreisen beobachtet, so von DERSCHAU (1918) bei *Nigella arvensis*, wo bisweilen „Antipodenbefruchtung“ stattfindet. Dieser Autor bemerkt dazu: „Das Vorkommen von Pollenschläuchen in der Chalaza scheint schon verschiedentlich beobachtet zu sein MANN gibt das Wachstum von Pollenschläuchen durch das haustorielle Gewebe¹⁾ der Chalaza bei *Myosurus minimus* an, was ja immerhin auf eine physiologische Gleichwertigkeit der Antipoden mit den sexualen Zellen hindeutet“. Hier möge auch auf die merkwürdigen Wege hingewiesen werden, welche der Pollenschlauch bisweilen bei *Myricaria germanica* einschlägt. Hier sah FRISENDAHL (1912) einmal einen Fall, wo ein Pollenschlauch in eine Synergide eingedrungen war, während ein zweiter Pollenschlauch zwischen diese Synergide und der Wand des Embryosackes in diesen hinein und fast bis zum Antipodialapparat hinabgewachsen war. Hier hatte er dann zwei Spermakerne entlassen. In anderen und zwar verhältnismäßig häufigen Fällen drang der Pollenschlauch durch die Mikropyle und das Nuzellusgewebe hindurch, wuchs aber, an dem Embryosack angelangt, außerhalb desselben weiter, wobei er der inneren Wand des Nuzellus bis zu den Antipoden folgte. Hier entleerte er seinen Inhalt, eine Antipodenbefruchtung fand jedoch nicht statt. — Über ein ähnliches abnormes Verhalten des Pollenschlauches bei *Reseda lutea* vgl. GUIGNARD (1900b).

Wenn wir die Einwendungen besprechen, die gegen die Auffassung NAWASCHINS von der primitiven Natur der Chalazogamie erhoben worden sind, gehen wir am besten von MURBECK (1901b), der am Pollenschlauch von *Alchemilla* ein der Chalazogamie ähnliches Verhalten entdeckt hat, aus. MURBECK ist jedoch trotz der Übereinstimmung, die zwischen *Alchemilla* — und wir können hinzufügen, einer größeren Zahl anderer Rosaceae (vgl. S. 290) — und den Chalazogamen besteht, nicht blind für die Unterschiede. „Man dürfte hier sogleich einwenden, daß *Alchemilla arvensis* nicht in demselben Sinne wie *Casuarina* und gewisse Amentaceen chalazogam sei, indem der Pollenschlauch, wenn er aus der Chalazaregion ins Ovulum weiter hinaufdringt, nicht durch den Nuzellus, sondern durch das Integument passiert. Was aber vorwiegend die Erscheinung charakterisiert, welche den Namen Chalazogamie erhalten hat, ist offenbar der interzelluläre Wachstumsmodus des Pollenschlauches, mit anderen Worten der Umstand, daß dieser nicht die obere Höhlung passiert, sondern statt dessen durch die Fruchtknotenwandung, die Plazenta und den Funikulus in die Chalazaregion kommt, sowie daß er im Ovulum seinen interzellulären Verlauf behält, bis er seinen Bestimmungsort erreicht.“ MURBECK kommt daher zu folgenden Schlüssen:

„1. Die Chalazogamie ist ein extremer Fall einer allgemeinen Erscheinung, dadurch gekennzeichnet, daß der Pollenschlauch während seines ganzen Verlaufes interzellulär vordringt.

2. Der interzelluläre Wachstumsmodus des Pollenschlauches ist als eine physiologische Eigentümlichkeit zu bezeichnen, welcher, bei sehr verschiedenen Pflanzenfamilien nachgewiesen, vom phylogenetischen Standpunkt aus keine Bedeutung zukommt.“

¹⁾ Gemeint sind die langgestreckten, zuleitenden Zellen unterhalb des Embryosackes.

Der letzte Satz stützt sich darauf, daß sehr weitgehende, bisweilen wirklich völlige Endotropie des Pollenschlauches eine in verschiedenen Formenkreisen auftretende Erscheinung ist. Die Rosaceae wurden in dieser Hinsicht schon erwähnt und ebenso wurde auf das Verhalten der Valerianaceae aufmerksam gemacht. Völlige Endotropie beschreibt ferner auch MATHEWSON (1906) bei *Houstonia coerulea*, wo der Pollenschlauch von der Narbe durch den Griffel und die Scheidewand des Fruchtknotens in das Innere der Plazenta und von dort in die seiner Ansicht nach nackte Samenanlage wächst. Dort dringt er akrogam zum Embryosacke vor. Weitere Beispiele wurden in anderem Zusammenhange schon früher erwähnt. In gewissem Sinne dürfte der interzelluläre Wachstumsmodus des Pollenschlauches überhaupt eine allgemeine Erscheinung unter den Angiospermen sein. Denn wenn der Pollenschlauch auf einem ektotrophen Leitgewebe wächst, dringt er in einem Schleim vor, der genau so ein Umwandlungsprodukt der Zellmembran ist wie die Mittellamelle, durch die er sich bei endotropem Wachstum zwingt. Von diesem Standpunkt aus verschwindet überhaupt die Kluft zwischen endotropem und ektotropem Wachstum. Der Pollenschlauch ist eben befähigt, bestimmte Schichten der Zellmembran zu durchwachsen und diese Fähigkeit erscheint ein uraltes phylogenetisches Gut, wenn wir mit WETTSTEIN (1906, 1924) den Pollenschlauch der Angiospermen mit dem Befestigungs- und Ernährungsschlauch, den das keimende Pollenkorn in der Pollenkammer der Cycadaceae und der Ginkgoaceae erzeugt, homologisieren.

Wenn auch damit das endotrope Wachstum des Pollenschlauches an systematischem Interesse verliert, dürfte doch der echten Chalazogamie, d. i. dem Eindringen des Pollenschlauches durch die Öffnung der Innenkutikula in der Chalazaregion systematische Bedeutung zukommen. Ihre Beschränkung auf einige wenige, wahrscheinlich ursprünglichere Formenkreise spricht in diesem Sinne.

5. Das Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack

Sobald der Pollenschlauch am Embryosacke angelangt ist, durchdringt er dessen Membran, sofern eine solche überhaupt vorhanden ist. In vielen Fällen fehlt eine aus Zellstoff bestehende Membran, nämlich dann, wenn die über dem Scheitel des Embryosackes liegenden Nuzellschichten verschwunden sind. Der Pollenschlauch trifft dann gewöhnlich auf die oder eine der Synergiden. Im allgemeinen dürfte das bei zahlreichen Autoren beschriebene Verhalten zutreffen, daß nämlich der Inhalt des Pollenschlauches in eine der Synergiden entleert wird und diese darauf zugrunde geht. An der Stelle der betroffenen Synergide ist dann eine stark lichtbrechende und färbbare Substanz zu finden, an der man sehr schwer oder gewöhnlich überhaupt nicht einzelne Strukturen erkennen kann. Von diesem gewöhnlichen Verhalten gibt es jedoch zweifellos auch abweichende Fälle. Bei *Burmannia* (ERNST und BERNARD 1912a) entleert der Pollenschlauch seinen Inhalt „entweder im Embryosackraum an der Oberfläche einer Synergide oder in eine Synergide hinein“. Bei *Juglans* werden beide Synergiden getrübt und zwar manchmal schon vor der Befruchtung (NAWASCHIN und FINN 1913).

Bei *Torenia* dringt nach STRASBURGER (1884a) der Pollenschlauch zwischen die Synergiden ein, die aber trotzdem ein verändertes Aussehen annehmen. Ebenso wird nach EICHLER (1906a) bei *Tragopogon orientalis* keine der Synergiden beim Eindringen des Pollenschlauches zerstört; dieser dringt zwischen der Eizelle und der Mantelschichte noch weiter bis knapp unterhalb des sekundären Embryosackkernes und entläßt erst dann die Spermakerne. Bei *Coffea* ist nach v. FABER (1912) keine Desorganisation einer Synergide festzustellen, ebenso bei *Adoxa* nach LAGERBERG (1909), bei *Silphium* nach MERRELL (1900) und bei *Cneorum tricoccum* nach SCHÜRHOFF (1924b), der bei dieser Pflanze gesehen hat, daß der Pollenschlauch an einer Synergide vorbeigleitend die Eizelle umfaßt, wobei er sich fingerförmig teilt. SHARP (1912) beobachtet dagegen, daß bei *Epidendrum variegatum* beide Synergiden mit dem Eindringen des Pollenschlauches zerstört werden. Auch in derselben Familie kann verschiedenes Verhalten vorkommen. Denn CHIARUGI (1925) beobachtete bei den Cistaceae, daß bei *Halimium halimifolium* und *Tuberaria guttata* der Pollenschlauch zwischen beiden Synergiden bis zum unteren Ende der Eizelle hinabwuchs, während er sich bei *Helianthemum alpestre* in eine Synergide entleerte. Besonders merkwürdig und wohl einer Nachprüfung bedürftig ist die von CARROLL (1919) gegebene Beschreibung: Der Pollenschlauch erscheint nach dem Eintritt in den Embryosack in zwei oder drei Äste verzweigt; jedes Astende enthält einen Spermakern oder Reste des vegetativen Kernes; eines wächst zur Eizelle, ein anderes zu den Polkernen. Trotz dieser Fälle, die gewiß noch vermehrt werden können, dürfen wir mit STRASBURGER (1910a) das normale Verhalten des Pollenschlauches darin erblicken, daß sein Inhalt von einer Synergide aufgenommen wird. STRASBURGER erblickt darin die eigentliche Aufgabe der Synergiden, die sie allerdings manchmal einbüßen können.

Niemals entleert sich der Pollenschlauch direkt in die Eizelle, auch dann nicht, wenn die Synergiden verschont bleiben oder keine solchen vorhanden sind.

Nähere Einzelheiten über die Art und Weise, wie die Entleerung am Pollenschlauchende stattfindet, sind bis jetzt nicht mit Sicherheit bekannt geworden. Jedenfalls besitzt dieses keine sichtbare Einrichtung, die der Entleerung dienen könnte. Wenn ISHIKAWA (1918) eine kleine Öffnung am Pollenschlauchende zu bemerken glaubt, so dürfte sie wohl eher mit der Ausscheidung von Enzymen, die auf Zell- und Pektinstoffe wirken, in Zusammenhang stehen. Da doch das Pollenschlauchende seinen Inhalt entläßt, muß natürlich eine Öffnung entstehen, die aber eigentlich nur von SCHAFFNER (1897a) bei *Sagittaria variabilis* vollkommen deutlich abgebildet wurde. Technische Schwierigkeiten, insbesondere der Umstand, daß sich die Synergide, die den Pollenschlauch aufnimmt, stark färbt, mögen es genügend erklären, warum die Öffnungsränder am Pollenschlauchende schwer zu sehen sind. Nach dem Entleeren wird die Öffnung an der Spitze durch eine schleimige Substanz geschlossen.

Inwieweit die Synergiden dazu beitragen, daß sich der Pollenschlauch öffnet, erscheint nicht sichergestellt. Zu erwähnen wären da Gestalts- und kleine Ortsveränderungen, die D'HUBERT (1896) bei der Schilderung des Befruchtungsvorganges von Cactaceae beschreibt: „L'une des synergides se retracte et son noyau s'élève comme pour

aller à la rencontre du tube pollinique. La vacuole de cette synergide se trouve ainsi fort agrandie. L'autre synergide conserve sa forme, mais son noyau s'abaisse et se rapproche du noyau de l'oosphère qui occupe toujours la même position.“ Zugunsten der Ansicht, daß tatsächlich die Synergiden bei der Entleerung eine Rolle spielen, können ferner auch Fälle herangezogen werden, in denen man ausnahmsweise den Pollenschlauch mehr oder weniger tief eindringen sah, ohne daß er sich entleerte. Ein solches Verhalten beschreibt COOK (1909 b) bei *Passiflora adenophylla*¹⁾. In der Mehrzahl der untersuchten Samenanlagen dieser Pflanze sah COOK, daß der Pollenschlauch, ohne sich zu entleeren, in das Innere des Embryosackes eindrang und dort zahlreiche Drehungen und Windungen machte. In diesen Fällen war der Eiapparat degeneriert und zwar schon unmittelbar beim Eindringen des Pollenschlauches. Es ist also eine gewisse Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß die Entleerung des Pollenschlauches deshalb unterblieb, weil der Eiapparat degeneriert war²⁾. Eine andere in diesem Zusammenhang interessierende Abnormität fand MODILEWSKI (1909 a) bei *Epilobium angustifolium*, nämlich einen Embryosack, in dessen Mitte vier große Kerne lagerten. Es war offenbar nicht zur normalen Ausgestaltung des Embryosackes gekommen. In diesen Embryosack war ein Pollenschlauch eingedrungen, in dessen geschlossenem Ende zwei Spermakerne lagen, die jedoch „wegen ihrer Untätigkeit die Gestalt von runden, dunkel gefärbten Nukleolen“ angenommen hatten, und darüber lag der vegetative Kern. Also auch hier wieder das Fehlen eines Eiapparates und wahrscheinlich in Zusammenhang damit die Hilflosigkeit des Pollenschlauches und der Spermakerne. Schließlich sei noch auf *Plumbagella* aufmerksam gemacht; bei dieser Pflanze fehlen die Synergiden und der Pollenschlauch wächst ein verhältnismäßig langes Stück in den Embryosack hinab, ohne zu platzen (DAHLGREN 1916; vgl. auch Abb. 33, Fig. 3). Dieses Verhalten spricht entschieden dafür, daß das späte Öffnen der Pollenschlauchspitze mit dem Mangel an Synergiden zusammenhängt. Bei den Staticeae dagegen, wo Synergiden vorhanden sind, ergießt sich der Pollenschlauch, wie gewöhnlich, sofort nach seinem Eintritt in eine derselben. Wenn dagegen der Pollenschlauch die Synergiden bei seinem Eindringen in den Embryosack verschont, wie bei den früher erwähnten Cistaceae von CHIARUGHI beobachtet wurde, reicht er stets tiefer in den Embryosack hinab.

¹⁾ Ähnliche Beobachtungen machte übrigens schon HOFMEISTER (1858, S. 107) an *Passiflora alba*. Bei dieser kommt es „nicht selten vor, daß, trotz des Eindringens des Pollenschlauches in den Embryosack und trotzdem, daß derselbe die Keimbläschen berührt, selbst umschlingt, die Befruchtung unterbleibt. Die Eier (nämlich die Ovula) erhalten dabei vollständig die Größe und das Aussehen normaler, befruchteter Samenkörner. Aber in den Keimbläschen unterbleibt jede Zellteilung“.

²⁾ Weitere Fälle, wo der Pollenschlauch tief in den Embryosack eindrang: Bei *Vincetoxicum nigrum* sah GUIGNARD (1922 a) vereinzelt, daß ein Pollenschlauch bis zum Grund des Embryosackes hinabwuchs. Bei *Crotalaria sagittalis* beobachtete COOK (1924) in einem Fall das nämliche; der Inhalt des Gametophyten war vollständig zerstört. Bei *Crocus vernus* sah HOFMEISTER (1858) bisweilen einen zu dichtem Knäuel verschlungenen Pollenschlauch in „der oberen Wölbung des äußeren Integumentes In einem anderen Falle war der Pollenschlauch in das Innere des Embryosackes, dessen Wand durchbohrend, gedrungen; hier war er zu einer die Scheitelwölbung des Sackes ausfüllenden Erweiterung von Gestalt und Größe eines Keimbläschens angeschwollen, aus deren dickwandigen Seitenflächen zwei lange, durch den Raum des Embryosackes bis zu dessen Grunde sich schlängelnde Röhren, normalen Pollenschläuchen ganz ähnlich, hervorgewachsen waren“.

Aus alldem ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Synergiden das Öffnen und Entleeren des Pollenschlauchendes bewirken. Auch HABERLANDT (1927), der Beobachtungen über das Verhalten des Pollenschlauches an normalen und abnormalen Embryosäcken von *Oenothera* anstellte, kommt zu dem Schlusse, daß die Synergiden Enzyme (Zytase, Pektinase) abscheiden, welche die Quellung und Auflösung des Pollenschlauchendes bewirken und so seine Entleerung ermöglichen¹⁾.

Von den Vorgängen, die unmittelbar dem Entleeren des Pollenschlauches folgen, sind insbesondere das Aussehen und Verhalten der austretenden Kerne oder Zellen von Interesse. Im allgemeinen sprechen die Autoren von Spermakernen, deren Nacktheit sie vielfach ausdrücklich hervorheben, so STRASBURGER (1901b), KOERNICKE (1906), BLACKMAN und WELSFORD (1913) für *Lilium*, STRASBURGER (1910a) für *Urtica dioica*, v. FABER (1912) für *Coffea*, JUEL (1907) für *Pirola minor* usw. Für *Gagea* gibt NĚMEC (1912) an, daß die in die eine Synergide eintretenden Spermakerne von einer dichten und fast homogenen Substanz umgeben waren, die jedoch niemals durch eine Hautschicht abgegrenzt war. Er gibt ferner an, daß dem in die Eizelle eintretenden Spermakern ein Streifen der erwähnten Substanz nachfolgt und vermutet, daß es sich hier um männliches Eigenplasma handle, das mit dem Zytoplasma der Eizelle verschmelze. Dieses Verhalten, vorausgesetzt, daß seine Deutung richtig ist, vermittelt den Übergang zu solchen Fällen, wo das Austreten von deutlichen Spermazellen beschrieben wird.

JUEL (1907) fand bei *Saxifraga granulata* im Embryosacke Spermazellen, eine allerdings unsichere Angabe, da SCHÜRHOFF (1925a) bei derselben Art nur nackte Spermakerne im Embryosacke feststellen konnte und JUEL selbst nur nackte Spermakerne im Pollenschlauch angetroffen hat²⁾. Aber es gibt immerhin sichere Fälle, wo Spermazellen im Embryosack gesehen worden sind. FRISENDAHL (1912, S. 47 und 51) beobachtete solche bei *Myricaria germanica*, DAHLGREN (1916, S. 61; vgl. auch 1925, S. 249; 1921, Taf. III) bei *Plumbagella micrantha* (vgl. Abb. 33, Fig. 3), WYLIE (1924) bei *Vallisneria spiralis*, FINN (1925) bei *Asclepias Cornuti* u. a. (vgl. darüber auch die Angaben bei TISCHLER 1921/22, S. 485). Hervorzuheben wäre ferner die Angabe ISHIKAWAS (1918), der ausdrücklich hervorhebt, daß bei *Oenothera* die Plasmahülle um den Spermakern so lange bestehen bleibt, bis dieser die Eizelle erreicht. Bei *Juglans regia* fanden NAWASCHIN und FINN (1913), „daß sich die Spermakerne im Innern des Pollenschlauches stets paarweise dicht aneinander, in einer gemeinsamen Hülle eingeschlossen, fortbewegen und daß die erwähnte Hülle, nach ihrem Aussehen zu urteilen, den restierenden Teil des Körpers der generativen Zelle . . . , das degenerierte Zytoplasma dieser Zelle darbietet. Offenbar erweist sich die zytoplasmatische Hülle der Spermakerne hinlänglich resistenzfähig; denn die

¹⁾ Eine Sekretansammlung in dem distalen, oberhalb der Leiste gelegenen Teil der Synergiden glaubt in jüngster Zeit CHIARUGI (1927b) bei einigen Compositen feststellen zu können. Dieses Sekret bringt der Autor mit der chemotaktischen Wirkung auf die Pollenschläuche in Zusammenhang.

²⁾ DAHLGREN (1927b, S. 179) bestätigt auf Grund eines Studiums der Originalpräparate JUELS, daß bei *Saxifraga granulata* Spermazellen im Embryosack auftreten können, und weist die Vermutung SCHÜRHOFFS, daß JUEL Artefakte mißdeutet habe, zurück.

beiden Spermakerne bleiben, gleichsam in eine homogene, gallertige Masse eingeträufelt, stets mitten in jener Hülle liegen und werden in solchem Zustande samt einem Teile des Pollenschlauchinhaltes ins Innere des Embryosackes hineingeworfen¹⁾. Diese Erscheinung wird von den beiden Autoren ebenso wie diejenige, daß sich häufig mehr als ein Spermakernpaar im Embryosacke von *Juglans* befindet, als primitiver Zug betrachtet. Von Interesse ist auch die von den Autoren geäußerte Vermutung, daß bei *Juglans* die in den Embryosack entleerten Spermazellen wahrscheinlich erst umgestaltet werden müssen, ehe sie befruchtungsfähige Spermakerne werden, woraus sich eine Verlangsamung des Befruchtungsvorganges ergibt. Vgl. auch die Angaben TSCHERNOJAROWS (1926) über *Myosurus minimus*.

Sehr problematisch sind die Strukturen, die nach der Entlassung der Spermakerne in dem Pollenschlauchende oder in der Synergide, in die sich dieses ergossen hat, beobachtet worden sind. Insbesondere sind von verschiedenen Autoren gewisse stark färbbare Körper erwähnt oder abgebildet worden, für die vielfach der Ausdruck X-Körper in Verwendung steht. GUIGNARD (1900a) und ERNST (1901) fanden bei *Tulipa* in der Spitze des Pollenschlauches einen dunklen Körper, den sie für den vegetativen Kern des Pollenschlauches hielten. Das Auftreten zweier X-Körper (NAWASCHIN) wird von GUIGNARD (1901d, 1902a) bei Ranunculaceae und Solanaceae, von SHIBATA (1902a) bei *Monotropa*, von LAND (1900) bei *Silphium*, von JUEL (1907) bei *Saxifraga* u. a. beschrieben. Die Deutung der X-Körper ist verschieden; sie werden als Teilungsprodukte des vegetativen Kernes (LAND 1900, SAX 1916) oder als vegetativer Kern des Pollenschlauches und als Kern der vom Pollenschlauch betroffenen Synergide (vgl. GUIGNARD 1902a, JUEL 1907, STRASBURGER 1910a) aufgefaßt, und dies ist wohl die wahrscheinlichste Deutung, da sie die häufige Zweizahl am ungezwungensten erklärt. WELSFORD (1914) vermutet in den X-Körpern die Reste des degenerierten Zytoplasmas der männlichen Zellen. Nach TSCHERNOJAROW (1926) können die Reste degenerierter Zellen vom Pollenschlauchinhalt in den Embryosack hineingeschwemmt werden und als X-Körper in Erscheinung treten. Schließlich sei hier noch eine besondere Struktur erwähnt. BLACKMAN und WELSFORD (1913) fanden im entleerten Pollenschlauch von *Lilium* neben den genannten X-Körpern „a bandlike structure, which stains deeply with safranin and lies just below the female cell and almost in contact with the lower male nucleus“ und stellen anschließend daran die etwas kühne Frage „are these possibly the remains of an abortive blepharoplast or cilia-bearing band?“

Die Synergide, in die sich der Pollenschlauch ergossen hat, behält meist durch einige Zeit ihren Umriß bei. Oft ist sie noch sehr lange als stark gefärbte strukturlose Masse neben dem mehr oder weniger weit entwickelten Keimling zu sehen. Nach NAWASCHIN (1909) fließt jedoch ihr Inhalt bei *Lilium martagon* und *Helianthus annuus* an der Eizelle herab und ist dann im Schnitt als halbmondförmige Masse zwischen der Eizelle und dem primären Endospermkern zu finden¹⁾. Die andere Synergide behält ihr typisches Aussehen meist lange Zeit bei, sofern sie nicht durch die Ankunft eines zweiten Pollenschlauches zugrunde geht, wie es z. B.

¹⁾ Dieselbe Erscheinung hat Verf. bei *Helianthus tuberosus* beobachtet.

bei *Saxifraga granulata* gelegentlich von JUEL (1907) gesehen wurde und ebenso von STOLT (1921) bei *Erythraea Centaurium*. Ähnliche Angaben auch bei ISHIKAWA (1918) über *Oenothera*, nur nimmt der Autor an, daß sich das Plasma des Pollenschlauches gemischt mit dem der zerstörten Synergide über die Eizelle ausbreite. Nach SCHÜRHOFF (1922c) erfährt bei *Allium odorum* die beim Eintritt des Pollenschlauches nicht zerstörte Synergide eine auffallende Veränderung: sie vergrößert sich, ihr Inhalt färbt sich intensiv, vor allem aber läßt ihr Kern durch sein starkes Wachstum und seine Chromatinvermehrung auf eine lebhaft ernährungsphysiologische Tätigkeit schließen. SCHÜRHOFF vertritt die Ansicht, daß er vorübergehend die Funktion des Endosperms übernimmt und bei der Ernährung des heranwachsenden Embryos eine Rolle spielt. (Vgl. auch die hypertrophisch werdenden Synergiden bei *Limnanthes Douglasii*, STENAR 1925 a).

Diese Ausführungen sind geeignet, die Lücken unserer Kenntnisse hinsichtlich des Befruchtungsvorganges erkennen zu lassen. Vor allem wissen wir kaum etwas Sicheres über das Schicksal des Zytoplasmas des Pollenschlauches und, wenn Spermazellplasma vorhanden ist, über dessen Schicksal. Und doch kann dies möglicherweise von allgemeinerem Interesse sein. Wenn wir die Ansicht äußern, daß das fremde Zytoplasma im Embryosack als Fremdkörper vom Embryosackplasma nicht aufgenommen wird, sondern abstirbt, können wir uns darauf berufen, daß nach dem Entleeren des Pollenschlauches Strukturen vorhanden sind, die wie toter Zellinhalt aussehen. Es könnte da immerhin noch möglich sein, daß ein Teil des fremden Zytoplasmas austritt und sich mit dem Embryosackplasma mischt. Andererseits, wenn wir uns auf den Boden der Ansicht stellen, daß das Pollenschlauchplasma als Fremdkörper behandelt wird, steht eine Erklärung darüber vollkommen aus, warum nur das Pollenschlauchzytoplasma abgestoßen, die in ihm enthaltenen, doch ebenfalls zellfremden Spermakerne aufgenommen werden. Klarheit fehlt über diese Fragen. Auch die Beobachtungen ERNSTS und BERNARDS (1912a) geben sie nicht. Nach diesen ist bei *Burmannia candida* und insbesondere *Championii* oft nach der Vereinigung von Sperma- und Eikern an der Oberfläche des letzteren eine dunkler als Zytoplasma gefärbte Masse zu sehen. Dieser kommt sicher Zytoplasmanatur zu. „Es ist möglich, daß es sich hier um das Auftreten zellfremden Plasmas, Embryosackplasmas, Plasma des Pollenschlauches oder der generativen Zelle handelt, welches mit dem generativen Kern in die Eizelle eingedrungen ist und sich mit deren Plasma nicht mischt oder wenigstens auf diesem Stadium noch nicht vermischt ist.“ Theoretische Fragen lassen die Klärung dieser Verhältnisse dringend erscheinen; einerseits ist die fragliche Aufnahme männlichen Zytoplasmas durch die Eizelle von größter Bedeutung für die Vererbungslehre, andererseits könnte das degenerierende männliche Zytoplasma bei der Entwicklungserregung der Eizelle im Sinne der an anderer Stelle erörterten Ansichten HABERLANDTS eine wichtige Rolle spielen.

6. Die Kernverschmelzung

Der Brennpunkt des Interesses ist in der älteren embryologischen Literatur auf diejenigen Verhältnisse eingestellt, welche die Voraus-

setzung für die Entstehung des Keimes im Samen bilden. WILHELM HOFMEISTER (1847, 1848, 1858, 1859, 1861, 1867) gebührt das große Verdienst, die Bedeutung des Pollenschlauches und des Embryosackes und seiner Bestandteile bis zu einem gewissen Grade geklärt zu haben. In dem Streite zwischen — um nur die Hauptvertreter zu nennen — AMICI auf der einen Seite und SCHLEIDEN und SCHACHT auf der anderen Seite stellt er sich gleichzeitig mit K. MÜLLER (1847) auf die Seite des ersteren und stellt fest, daß der Embryo aus einem der „Keimbläschen“ hervorgehe, die schon vor dem Eintreffen des Pollenschlauches im „Keimsacke“ vorhanden seien, und daß der Pollenschlauch, ohne in diesen einzudringen, durch die Ausscheidung von Stoffen, die osmotisch die trennenden Membranen passieren, die Entwicklung des Keimlings bewirke.

Es liegt außerhalb der Aufgabe dieses Buches, die geschichtliche Entwicklung im einzelnen vorzuführen (vgl. diesbezüglich die bei HOFMEISTER 1847, 1849, K. MÜLLER 1847, SCHACHT 1850, RADLKOEFER 1856, D'HUBERT 1896 angegebene ältere Literatur). Das Hauptergebnis der durch den Namen HOFMEISTER gekennzeichneten Etappe der Forschung war: „Der Pollenschlauch ist der Träger des Befruchtungstoffes, sein Inhalt das Analogon der Antheriden-Körperchen der Florideen, der Schwärmfäden und Spermatozoiden der übrigen Kryptogamen, der Samenfäden der Tiere“ (RADLKOEFER 1856, S. 31). Die weiteren Fortschritte brachte die Erforschung des Inhaltes der Pollenschläuche und in dieser Hinsicht war es STRASBURGER (1884a), der in ihm das Vorkommen zweier generativer Kerne feststellte, von denen der eine mit dem Eikern verschmilzt (bei einer *Orchis* beobachtet; vgl. STRASBURGER 1884a, S. 62). Das Schicksal des zweiten Kernes kannte er nicht, wenn er ihn auch bei *Lilium pyrenaicum* in den Embryosack gelangen sah. Die Feststellung der allgemeinen Verbreitung der Kernverschmelzung im Ei und ihr genaueres Studium mit Hilfe verbesserter Untersuchungstechnik scheint die Frage, die der zweite Spermakern stellte, so in den Hintergrund gedrängt zu haben, daß die Aufklärung dieser Frage, die um die Jahrhundertwende erfolgte, allgemeine Überraschung auslöste. Die Beobachtung D. M. MOTTERS (1898a), daß sich bei *Lilium martagon* der zweite Spermakern mit den Polkernen verbinde, wurde von ihm selbst als Ausnahmefall gewertet. Aber schon am 24. August desselben Jahres beschrieb NAWASCHIN in der Sitzung der botanischen Sektion der Naturforscherversammlung in Kiew (NAWASCHIN 1899a) die sogenannte doppelte Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und am 4. April des nächsten Jahres bestätigt GUIGNARD (1899b) dieselbe Erscheinung an *Lilium martagon* und anderen Arten, von denen er *L. pyrenaicum* ausdrücklich nennt. Die darauffolgenden Jahre erbrachten in rascher Folge die Bestätigung dieser Erscheinung für eine große Zahl von Angiospermen aller möglicher Verwandtschaftskreise und damit den Wahrscheinlichkeitsbeweis für das allgemeine Vorkommen der doppelten Befruchtung unter den Angiospermen. Von den zahlreichen Untersuchungen dieses Zeitabschnittes sind wohl grundsätzlich diejenigen die wichtigsten, welche die doppelte Befruchtung auch an einem lebenden Objekte nachwiesen (STRASBURGER 1900a, SHIBATA 1902a), ferner diejenige, welche die doppelte Befruchtung bei *Zea mays* feststellte (GUIGNARD 1901c; vgl. auch WEATHERWAX 1919). Denn diese

letztere Beobachtung brachte die Aufklärung der Xenien-Bildung¹⁾, die gerade beim Mais beobachtet und genauer studiert worden war, und dadurch den wichtigen Nachweis, daß bei der Befruchtung der Polkerne auch Erbfaktoren eingeführt werden (vgl. GILTAY 1893, CORRENS 1899, DE VRIES 1899, 1901, WEBBER 1900, WALLER 1917). Dieser letztere Umstand gibt uns auch die volle Berechtigung von einer Endospermbebefruchtung zu sprechen.

Die folgenden Betrachtungen sollen nun das morphologische Verhalten bei der Kernschmelzung und die damit zusammenhängenden Fragen, den relativen Zeitpunkt der Kernverschmelzungen und die Verbreitung der doppelten Befruchtung unter den Angiospermen erörtern. (Vgl. auch den Abschnitt über Kernverschmelzung in dem Bande II der 1. Abteilung dieses Handbuches: Allgemeine Pflanzenkaryologie von G. TISCHLER).

Zur Zeit, da die Spermakerne oder in manchen Fällen die Spermazellen in den Embryosack entlassen werden, ist in diesem die Zellbildung in dem mikropylaren und dem chalazalen Teile im allgemeinen abgeschlossen und vor allem auch im Eiapparat die Differenzierung in Eizelle und Synergiden durchgeführt. Recht variabel ist nur das Verhalten der großen Zelle zwischen Eiapparat und Antipoden, der Endospermanlage (NAWASCHIN), insofern als in ihr die Polkerne verschiedenes Verhalten zeigen. Bei sehr vielen Angiospermen scheinen die Polkerne zu verschmelzen, sobald sie in Berührung kommen, und dann treffen die Spermakerne meist das Verschmelzungsprodukt, den sekundären Embryosackkern, in der Endospermanlage an; bei einer kleineren, aber nicht unbedeutenden Zahl ist die Verschmelzung nicht durchgeführt, dann sind die Polkerne noch frei, wenn der Spermakern eintrifft; der dritte Fall, daß die beiden Polkerne überhaupt nicht verschmelzen, betrifft nur einen Teil derjenigen Pflanzen, die diploide Embryosäcke haben und wegen ihrer apomiktischen Fortpflanzung in diesem Abschnitte außer Betracht bleiben. Die verschiedene Geschwindigkeit, mit der die Polkerne die Verschmelzung eingehen, ist von allerdings beschränktem systematischen Interesse. In manchen Familien scheint eine frühzeitige, vor dem Eintreffen der Spermakerne vollzogene Verschmelzung konstant zu sein, z. B. bei den Labiatae und Scrophulariaceae. In anderen Familien zeigen die Polkerne eine schwächere Vereinigungstendenz. Äußere Umstände können übrigens die Verschmelzung der Polkerne beeinflussen, wie SHIBATA (1902a) durch Einwirkung verschiedener Wärmegrade an *Monotropa uniflora* nachgewiesen hat. Möglicherweise befördert bei manchen Pflanzen das Eindringen des Pollenschlauches die Verschmelzung der Polkerne, wie z. B. aus den Beobachtungen von WYLIE und YOCOM (1913) an *Utricularia vulgaris* geschlossen werden kann²⁾. Geringere

¹⁾ WALLER (1917) begrenzt den Ausdruck Xenie auf die direkte Einführung von Erbfaktoren durch die Befruchtung und diese ist auf das Endosperm der Angiospermen beschränkt. Mittelbare Einwirkungen des fremden Pollens auf die Ausbildung von Frucht und Samen nennt er Ektogonie.

²⁾ „The polars meet a little above the egg, flatten together somewhat, and seem to remain in that relation until the pollen tube enters the ovule. Proof of this is obtained from flowers in which only a part of the ovules have been fertilized. Inter-mixed with ovules containing embryos are others that failed to receive pollen tubes, and in these the polars are joined but not fused. Their union seems to be regularly completed, however, before the sperm reaches them“ (WYLIE und YOCOM 1923).

Verschmelzungstendenz ist auch zum Teil bei Pflanzen zu finden, die durch schwache oder gänzlich unterdrückte Endosperm Bildung ausgezeichnet sind (Orchidaceae, *Myricaria*). KARSTEN (1902) vermutet, daß bei *Juglans regia* die Polkernverschmelzung hie und da ausbleibt.

Die Verschmelzung zweier Polkerne zum sekundären Embryosackkern ist das weitaus gewöhnliche Verhalten unter den Angiospermen. In dem vierkernigen Embryosacke fungiert der eine vorhandene Polkern als sekundärer Embryosackkern und in den 16-kernigen Embryosäcken vereinigen sich eine größere Zahl von Polkernen, wie schon an früherer Stelle ausgeführt wurde. Bei *Cypripedium*-Arten nach PACE (1907) und *Gastrodia elata* (KUSANO 1915) soll ein Synergidenkern als Polkern fungieren (vgl. diesbezüglich S. 192 und 200).

Die in den Embryosack eintretenden Spermakerne sind stets kleiner als die Kerne, mit denen sie verschmelzen, oft ist der Größenunterschied außerordentlich bedeutend (vgl. die diesbezüglichen Beobachtungen und Erörterungen STRASBURGERS 1910a an *Urtica dioica*). Daß die Spermakerne im Embryosack nach ihrem Austritt aus dem Pollenschlauche an Größe zunehmen, wird für *Carpinus* angegeben (BENSON, SANDAY und BERRIDGE 1906); ihr Anschwellen, nachdem sie mit ihren Partnern im Embryosack in Berührung gekommen sind und mit ihnen zu verschmelzen beginnen, ist dagegen eine oft beobachtete Erscheinung. Die Spermakerne können in diesen Stadien bisweilen so groß erscheinen, daß man nicht sicher erkennen kann, welches der Spermakern ist (vgl. NOTHNAGEL 1918).

Die Spermakerne, die im Embryosacke auf ihrer Wanderung zum Eikern und sekundären Embryosackkern oder in Berührung mit diesen beobachtet wurden, zeigen außerordentlich verschiedene Form, eine Verschiedenheit, die keinerlei Beziehung zur Verwandtschaft zu haben scheint. Die folgende, nicht auf Vollständigkeit Anspruch machende Liste soll ein Bild der in dieser Hinsicht herrschenden Mannigfaltigkeit geben.

Kugelige oder elliptische Gestalt ist beobachtet bei *Erigeron philadelphicus* (LAND 1900), *Endymion nutans* (GUIGNARD 1899c; vgl. auch Abb. 34, Fig. 1, 2), *Monotropa hypopitys* (STRASBURGER 1900a), *Schizocapsa sanguinea* (HÅKANSSON 1921), *Gomphocarpus fruticosus* und *Aranjia albens* (DOP 1903b); ellipsoidisch und an einem Ende dicker erscheint der Spermakern bei *Levisticum officinale* (HÅKANSSON 1923). Stäbchenform ist ebenfalls nicht selten zu beobachten, so bei *Tulipa Gesneriana* (ERNST 1901), *Urtica dioica* (STRASBURGER 1910a). Kurze, schwach gekrümmte Stäbchen sind bei den von GUIGNARD (1902a) untersuchten Solanaceae beobachtet und etwa als wurstförmig kann man die Spermakerne bei *Avena sativa* (TANNERT 1905) und *Clematis flammula* (SOUÈGES 1910—1914) bezeichnen. „Allongées, légèrement courbées“ nennt GUIGNARD (1900b, 1901d) die Spermakerne bei verschiedenen Ranunculaceae, „allongées et incurvées“ dagegen diejenigen von *Scilla bifolia* und *Narcissus poeticus*, wogegen er diejenigen von *Reseda lutea* als beistrichförmig („virgule“) bezeichnet. Einen birnförmigen, mit dem breiten Ende voran gegen die Polkerne zu wandernden Spermakern bildet ERNST (1902) bei *Paris quadrifolia* ab. Die Form längerer gebogener Stäbchen oder Wurmform fand CHIARUGI (1925) bei *Helianthemum alpestre*, BENSON, SANDAY und

BERRIDGE (1906) bei *Carpinus*, GUIGNARD (1900a) bei *Nigella arvensis*, SCHILLER (1907) bei *Gnaphalium supinum*, LAND (1900) bei *Silphium laciniatum*, NAWASCHIN (1900a) bei *Delphinium elatum*, EICHLER (1906) bei *Tragopogon orientalis*. Bei *Helianthus annuus* haben nach NAWASCHIN (1900a) die Spermakerne die Form eines langen, gewundenen, an seinen Enden etwas verdickten Fadens, wogegen die von *Rudbeckia speciosa* massiger, viel kürzer und dicker und nicht so stark gedreht sind.

Diese Beispiele werden genügen, um die Variabilität der Spermakerne unter den Angiospermen zu beleuchten. Vielleicht bekommen wir den richtigen Standpunkt bei der Beurteilung dieses Formenreichtums, wenn wir uns vor Augen halten, daß alle diese Beobachtungen nur Augenblicksbilder beschreiben oder darstellen. Wir sehen diejenige Form, in der der Kern von den fixierenden Reagentien überrascht wurde, und es ist auch nicht ganz ausgeschlossen, daß diese selbst die Gestalt der Kerne etwas beeinflußt haben. In einzelnen Fällen erscheint es sichergestellt, daß die Kerne während ihrer Wanderung die Gestalt verändern. Bei *Fritillaria pudica* streckt sich der Spermakern, während er zu den Polkernen wandert, und verkürzt sich hernach wieder (SAX 1916) und ähnliches gilt für *Levisticum officinale* (HÅKANSSON 1923). Schon früher hat dies übrigens SHIBATA (1902a) beobachtet. Er fand nämlich bei *Monotropa uniflora* die Spermakerne im Augenblick des Eindringens meist länglich-eiförmig, fünfmal länger als breit, oft hufeisenförmig, nie aber schraubig gekrümmt. Nach dem Anschmiegen an die weiblichen Kerne bekommen sie eine rundliche Gestalt und zwar schneller derjenige Spermakern, der sich mit dem sekundären Embryosackkern vereinigt. Es zeigt sich übrigens auch, daß der Spermakern die Form, die er im Pollenschlauche besaß, im Embryosack nicht beizubehalten braucht. So sind nach SHATTUCK (1905) bei *Ulmus americana* die Spermakerne im Pollenschlauch länglich, nach dem Eintritt in den Embryosack werden sie aber kugelig.

In einzelnen Fällen sind deutliche Unterschiede in der Größe und zum Teil auch in der Gestalt der beiden Spermakerne beschrieben. BLACKMAN und WELSFORD (1913) finden bei *Lilium*, daß schon in dem frühesten Stadium, in dem die männlichen Kerne im Embryosack gesehen werden können, diese einen Unterschied zeigen, indem der zuerst eintretende dünner und schwächer ist als der andere. Der erstere verschmilzt mit dem Eikern, der größere und auch stärker gewundene vereinigt sich mit den Polkernen. Einen ähnlichen Unterschied hat übrigens bereits GUIGNARD (1899c) bei *Endymion nutans* angegeben. Dagegen hat SCHILLER (1907) bei *Gnaphalium supinum* gesehen, daß der mit dem Eikern verschmelzende Spermakern etwas dicker und länger ist als derjenige, welcher dem sekundären Embryosackkern zustrebt. Große Wichtigkeit kommt diesen Unterschieden sicherlich nicht zu. Überdies ist deren Feststellung nur bei großkernigem Material verläßlich.

Die Gestalt der Spermakerne, die auf dem Wege zum Ei und dem sekundären Embryosackkern gesehen wurden oder sich diesem eben angelegt haben, spielt bei der Beurteilung der Frage, wie sich die Kerne im Embryosack bewegen, ob aktiv oder passiv, eine wichtige Rolle. Die Vermutung, daß den wurmförmigen, schraubig gedrehten Spermakernen selbständiges Bewegungsvermögen zukomme, stammt von NAWASCHIN.

(1898a, 1909) und in gleichem Sinne haben sich BLACKMAN und WELSFORD (1913) auf Grund ihrer Beobachtungen an *Lilium*-Arten geäußert: „The shape of the nuclei, understable if the nuclei have to push or writhe their way through cytoplasm, would seem quite unsuitable to their carriage by strands of cytoplasm. We have further been able to make out that in many cases the polar male nucleus is distinctly more pointed at one end, and sometimes this difference between the end is very marked, though it has not been possible to show that the pointed end moves first.“ Gewiß sind die häufig vorkommenden schlangen- und wurmförmigen Gestalten der Spermakerne geeignet, in den Beobachtern die Vermutung zu erwecken, daß die männlichen Kerne aktiv beweglich sind. Wichtig wären natürlich Beobachtungen an lebendem Material. STRASBURGER (1900a) kann aber an den durchsichtigen lebenden Samenanlagen von *Monotropa* leider nur feststellen, daß sich die Beförderung des zweiten Spermakernes sehr rasch vollziehen muß, da es kaum gelinge, ihn auf der Wanderung zu sehen. Er neigt zu der Ansicht hin, daß bei dieser Pflanze der zweite Spermakern, der keine wurmförmige oder ähnliche Gestalt erkennen lasse, durch den Zytoplasmastrom, der den Eiapparat mit dem sekundären Embryosackkern verbinde, zu diesem gebracht werde. „Schon in den Pollenschläuchen, wo so kräftige Zytoplasmaströmungen bekannt sind, stellen diese zweifellos das Beförderungsmittel nicht nur für den vegetativen Pollenschlauchkern, sondern auch für die generativen Zellen vor. Umso weniger Grund ist dann aber zur Annahme vorhanden, daß die Spermakerne aktive Bewegungen im Innern des Embryosackes ausführen sollten“. Diese so verschiedenen, wiederholt erörterten Ansichten sind auch durch die neuere Literatur nicht geklärt. Es ist natürlich ganz gut möglich, daß selbständiges Bewegungsvermögen und Zytoplasmaströmung zusammenwirken, um die Spermakerne zu befördern, und daß ferner das erstere bei manchen Arten eine Hauptrolle spiele. Unter dem Eindruck der insbesondere von BLACKMAN und WELSFORD gebrachten plastisch wirkenden Bilder, in denen die Spermakerne wie Schlangen auf den Polkernen herumkriechen, kann man sich schwer von dem Gedanken losmachen, daß manche Spermakerne in hohem Maße aktiv beweglich sind. Entscheidende Beweise fehlen natürlich (vgl. auch TISCHLER 1921/22, S. 17 f., 173 ff.).

Auf welchem Wege der eine Spermakern in die Eizelle eindringt, scheint nicht direkt beobachtet zu sein. Jedenfalls bildet keine Zellulosemembran dem Eindringen ein Hindernis, denn zum mindesten ist das untere, gegen die Endospermanlage grenzende Ende der Eizelle vor der Befruchtung nur von einer Hautschicht begrenzt und hier dürfte auch das Eindringen stattfinden. Damit stimmt auch die Angabe von WEINSTEIN (1926) überein, daß bei *Phaseolus vulgaris* die beiden Spermakerne in dem Zwischenraum zwischen Eizelle und Polkernen entlassen werden, von wo der eine zur Eizelle, der andere in die Nähe der Polkerne wandert. Jedenfalls hinterläßt der eindringende Spermakern keine nachweisbare Spur.

Während der Weg, den der eine Spermakern bis zum Eikern zurückzulegen hat, sehr kurz ist, ist der Weg des anderen je nach der Art sehr verschieden. In manchen Fällen ist er ebenfalls sehr kurz. So ist für manche Familien die Lagerung des sekundären Embryosackkernes in der Nähe des Eiapparates geradezu typisch, so für die Compo-

sitae. Bei *Helianthus*¹⁾ und anderen sehen wir sogar, daß der sekundäre Embryosackkern eine im Durchschnitt halbmondförmige Gestalt besitzt, weil er sich innig dem unteren Ende der Eizelle anschmiegt. Dagegen ist die Entfernung des sekundären Embryosackes von der Eizelle in anderen Fällen sehr groß. Vielfach ist jener in der Nähe der Antipoden gelagert, z. B. bei *Ornithogalum* und anderen Liliaceae und insbesondere bei Pflanzen, wo die erste Teilung des Endosperms eine Querwandbildung in der Nähe des Antipodialapparates zur Folge hat, und dann ist sehr häufig in der Endospermanlage ein zentralverlaufender Zytoplasmastrang zu beobachten, der die Gegend des Eiapparates mit den Polkernen oder deren Verschmelzungsprodukt verbindet (vgl. z. B. Abb. 34, Fig. 1, 2).

Wenn wir dazu übergehen, den zeitlichen Verlauf der Kernverschmelzungen zu verfolgen, wollen wir zunächst einige Beobachtungen anführen, die uns einen Einblick gewähren, ob Ei- und Endospermbefruchtung gleichzeitig oder nacheinander und in letzterem Falle, welche früher und welche später stattfindet. Bei *Sisymbrium Thalianum* fand VANDENDRIES (1909) ein Stadium, wo der primäre Endospermkern schon mit dem einen Spermakern verschmolzen, während der andere noch nicht aus dem Pollenschlauch herausgetreten war. Ein anderes Stadium zeigte einen Spermakern in Berührung mit dem Eikern, während der primäre Endospermkern sich schon geteilt hatte. Es zeigt sich also eine deutliche Verspätung der Eibefruchtung gegenüber der Endospermbefruchtung und das gleiche beobachtete GEERTS (1909) bei *Oenothera Lamarckiana*. Bei *Ulmus americana* fand SHATTUCK (1905), daß im allgemeinen der zuerst in den Embryosack tretende Spermakern mit den Polkernen, der zweite mit dem Eikern sich vereinigt. Nach CHODAT (1904) erfolgen dagegen bei *Parnassia palustris* die beiden Kernverschmelzungen meist gleichzeitig, doch bisweilen auch die Polkernbefruchtung früher. Es kommt aber auch vor, daß der eine Spermakern in Berührung mit dem Eikern ist, während der andere noch auf dem Wege zum sekundären Embryosackkern ist, wie z. B. bei *Urtica dioica* (STRASBURGER 1910a), *Malvastrum peruvianum* (STENAR 1925b, S. 41), *Anemone nemorosa* (GUIGNARD 1901d), *Halimium halimifolium* und *Helianthemum alpestre* (CHIARUGI 1925) gesehen wurde. Möglicherweise spielt die Entfernung der Polkerne oder des sekundären Embryosackkernes vom Eiapparat dabei eine Rolle. Übrigens dürfte es sich in den letztgenannten Fällen nicht um eine verspätete Verschmelzung handeln, sondern nur um ein späteres Anlegen des Spermakernes an die Polkerne oder an den sekundären Embryosackkern. Die wirkliche Verschmelzung dürfte auch da früher erfolgen als die Eikernverschmelzung; denn oft ist schon die erste Endospermteilung im Gange, während sich Ei- und Spermakern noch in Kontakt befinden.

Bei der Endospermbefruchtung handelt es sich um die Verschmelzung dreier Kerne („triple fusion“), wenn zwei Polkerne vorhanden sind, wie es meistens der Fall ist. Die Art und Weise, wie diese Ver-

¹⁾ NAWASCHIN (1909, S. 463) beschreibt in der dünnen Plasmaschicht zwischen primärem Endospermkern und Eizelle eine Vertiefung, die sich manchmal auch in den ersten Kern hinein fortsetzt. Er ist geneigt, in dieser Bildung eine Einrichtung zu sehen, die die Aufnahme des zweiten Spermakernes erleichtern soll. DAHLGREN (1924, S. 181) hält sie für ein durch die Technik bewirktes Kunstprodukt.

schmelzung stattfindet, ist nun sehr verschieden und wir können, PORSCHS (1907) Darstellungsweise benützend, folgende Fälle unterscheiden:

1. $(p_1 + p_2) + sp^1)$: Hierher gehören alle die zahlreichen Fälle, wo Polkerne sofort nach ihrer Bildung verschmelzen, so daß der Spermakern schon den sekundären Embryosackkern antrifft.
2. $(p_1 + p_2 + sp)$: Die Verschmelzung der drei Kerne erfolgt gleichzeitig. Beobachtet bei *Zea mays* von GUIGNARD (1901c); nach WEATHERWAX (1919, S. 79) legt sich der Spermakern entweder einem oder beiden Polkernen, die in Verschmelzung begriffen sind, an; die beiden Verschmelzungen gehen nur selten völlig gleichzeitig vor sich. Beobachtet ferner bei *Nicotiana tabacum* (GUIGNARD 1902a), *Fritillaria pudica* (SAX 1916)²⁾, *Gagea lutea* (NEMEC 1912), *Tulipa Gesneriana* (ERNST 1901).
3. $(p_1 + sp) + p_2$ oder $(p_2 + sp) + p_1$: Beides beobachtet bei *Lilium martagon* (GUIGNARD 1899b) und bei *Nicotiana tabacum* (GUIGNARD 1902a).
4. $(p_1 + sp) + p_2$: *Monotropa uniflora* (SHIBATA 1902a, 1902b).
5. $(p_2 + sp) + p_1$: Nach SOUÈGES (1912) bei *Adonis autumnalis* (der durch eine geringere Größe kenntliche chalazale Polkern nähert sich vor der Befruchtung dem Eiapparat und kommt über dem mikropylaren zu liegen; er nimmt den Spermakern an und wandert dann wieder zurück).
6. $(p_1 + sp)$: In diese Gruppe können natürlich alle Fälle eingereiht werden, bei denen nur der obere Polkern vorhanden ist (Oenotheraceae) und auch das Verhalten von *Adoxa moschatellina*. Hier sah LAGERBERG (1909) den Spermakern in Kontakt mit dem oberen Polkern. Eine Verschmelzung der Polkerne scheint nicht stattzufinden, sondern diese dürften bei der ersten Teilung eine gemeinsame Kernspindel bilden. Hierher gehört vielleicht auch der von KARSTEN (1902) bei *Juglans regia* beobachtete Fall.

Diese Beispiele dürften genügen, um zu zeigen, daß Verschmelzungsfolge der drei Kerne nach allen möglichen Kombinationen beobachtet worden ist. Zum Teil ist es auch festgestellt, daß bei einer und derselben Art entweder Verschmelzung mit einem der Polkerne und darauf die Aufnahme des zweiten erfolgt oder der Spermakern von dem sekundären Embryosackkern in Empfang genommen wird, so bei *Coffea* (v. FABER 1912), *Pedicularis* (SCHMID 1906), *Hypericum maculatum* (SCHNARF 1914), *Monotropa uniflora* (SHIBATA 1902a, b). Nach allem, was wir wissen, dürfte die Belegungsfähigkeit des Embryosackes durch längere Zeit hindurch andauern und wahrscheinlich mit dem Zeitpunkt beginnen, wo der Eiapparat fertig ausgebildet ist. Denn niemals wurde eine Befruchtung gesehen zu einer Zeit, da noch vier freie Kerne am mikropylaren Ende des Embryosackes lagen. Wie weit die Antipodenbildung

¹⁾ p_1 = oberer Polkern, p_2 = unterer Polkern, sp = Spermakern.

²⁾ Der obere Polkern nimmt zunächst den Spermakern an und wandert mit diesem im Kontakt zu dem unteren. Die Verschmelzung erfolgt aber anscheinend gleichzeitig, ebenso bei *Tulipa Gesneriana*.

und die Polkernverschmelzung vorgeschritten ist, dürfte im allgemeinen für die Möglichkeit einer Befruchtung bedeutungslos sein. Zu diesen Anschauungen paßt es sehr gut, daß es vorkommen kann, daß bei derselben Art der zweite Spermakern bald mit einem Polkern, bald mit dem sekundären Embryosackkern verschmilzt. Ebenso dürfte zum Teil auch die zufällige Lage der Polkerne entscheiden, welcher von ihnen den Spermakern in Empfang nimmt.

Für den Zustand, in welchem sich das Chromatin der zur Verschmelzung schreitenden Sexualkerne befindet, scheint eine ähnliche Variabilität zu gelten, wie wir sie in der Betrachtung über die Art und Weise der Verschmelzung der drei Kerne in der Endospermanlage kennengelernt haben. Im allgemeinen scheinen die verschmelzenden Kerne in ruhendem Zustande zu sein (STRASBURGER 1900a, 1901b, MOTTIER 1904). Es liegen aber auch anderslautende Angaben vor. NAWASCHIN (1898a) gibt für *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella* an, daß die Verschmelzung während der Prophasen der Teilung vor sich geht. SAX (1918) sah, daß bei *Fritillaria pudica* die Vereinigung im ruhenden Zustand nur gelegentlich im Spirem vor sich geht, während sich bei *Triticum durum hordeiforme* var. „Kubanka“ beide Sexualzellen im Spiremstadium vereinigen. WENIGER (1918) fand bei *Lilium philadelphicum* und *longiflorum* den Eikern in Ruhe, den Spermakern im Spirem. Und ähnliches gilt auch für die Vereinigung des Spermakernes mit den Polkernen oder deren Vereinigungsprodukt. Bei *Zea mays* sind nach WEATHERWAX (1919, S. 79) die Polkerne in Ruhe. Bei *Lilium longiflorum* fand WENIGER (1918) die männlichen Kerne im Spirem, die Polkerne im Ruhezustande, bei *Paris quadrifolia* ERNST (1902) alle drei im Spirem. Wenn in einem Falle wie dem letztgenannten alle drei Kerne gleiche Größe besitzen, sind sie nicht voneinander zu unterscheiden und dieses Verhalten wurde von NOTHNAGEL (1918) bei *Trillium grandiflorum* tatsächlich gesehen, während SPANGLER (1925) bei *Trillium sessile* die männlichen Kerne leicht durch ihre feinkörnige Struktur, ihre geringere Größe und das Fehlen von Nukleolen von den weiblichen Kernen unterscheiden konnte. Daß übrigens den Spermakernen ein Nukleolus fehlt, dürfte die Regel sein (vgl. jedoch die Angaben über *Carum carvi* bei HÅKANSSON 1923, *Saxifraga granulata* bei JUEL 1907, *Primula* und *Plumbagella* bei DAHLGREN 1916, *Viola* bei BLISS 1912 und die Ausführungen bei TISCHLER 1921/22, S. 73f.). Über den Zustand des Chromatins der verschmelzenden Kerne wird im übrigen auf die Ausführungen bei TISCHLER (1921/22, S. 481) und SHARP (1921, S. 298 ff.) verwiesen.

Erklärung zu nebenstehender Abbildung

Abb. 33. Fig. 1 und 2. *Primula officinalis*. Fig. 1. Ein Spermakern dem Eikern anliegend, der zweite oberhalb der aneinanderliegenden Polkerne. Fig. 2. Verschmelzung von Ei und Spermakern. — Fig. 3. *Plumbagella micrantha*, Pollenschlauch mit zwei Spermazellen ein Stück weit in den oberen Teil des Embryosackes hinabwachsend, in welchem Eizelle und primärer Endospermkern zu sehen sind. — Fig. 4. *Adonis autumnalis*; oberer Teil des Embryosackes zur Zeit der Befruchtung, ein Spermakern mit dem kleineren (chalazalen) Polkern verschmelzend, der andere noch frei in der Nähe der Synergidenkerne. — Fig. 5. Doppelte Befruchtung bei *Melampyrum silvaticum*. — Fig. 1—3 nach DAHLGREN, Fig. 4 nach SOUÈGES, Fig. 5 nach SCHMID. — Vergr.: Fig. 1—3 300 fach, Fig. 4 880 fach, Fig. 5 1200 fach.

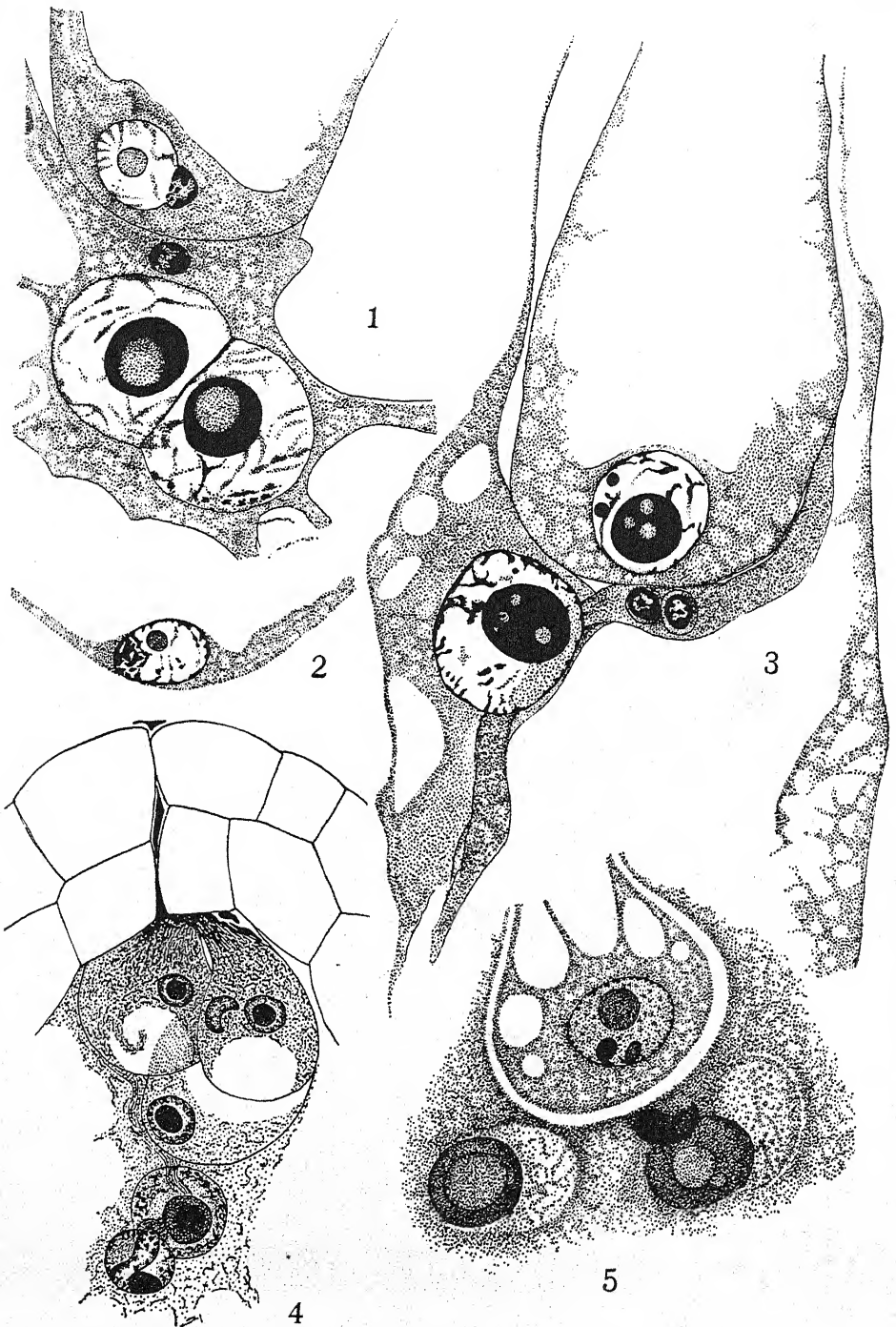


Abb. 33.
(Erklärung nebenstehend)

Das Verhalten der verschmelzenden Kerne¹⁾ ist im einzelnen verhältnismäßig wenig verfolgt. Wir dürfen wohl annehmen, daß eine Zeitlang die Kerne in Berührung bleiben und dann die gemeinsamen Abgrenzungen verschwinden. NAWASCHIN (1909) denkt an ein Einbohren des männlichen Kernes in den weiblichen; wenn überhaupt ein solcher Vorgang stattfindet, dürfte er jedoch eine Ausnahme bilden. Nach den Darstellungen bei WENIGER (1918) und NOTHNAGEL (1918) findet nach dem Verschwinden der Grenzen der verschmelzenden Kerne keine völlige Durchmischung der Kernsubstanzen statt; das zeigt sich darin, daß getrennte Spireme gebildet werden und zum Teil bleibt diese Selbständigkeit des Chromatins der einzelnen Komponenten auch während der nächsten Teilungsschritte erhalten. Dafür, daß dieses Verhalten allgemein oder mindestens sehr weit verbreitet sein dürfte, spricht auch die außerordentlich oft beobachtete Erscheinung, daß in den ruhenden Zygotenkernen Nukleolen in der Zahl der Komponenten auftreten, wobei meist ein kleiner Nukleolus die Lage des ursprünglichen Spermakernes andeutet.

Die verschmelzenden Kerne scheinen im allgemeinen die zwischen ihnen liegende Zytoplasmasschicht völlig zu verdrängen. Ein anderes Verhalten wurde zuerst von BROWN (1908, 1910) für *Peperomia Sintonisii* angegeben, wo bei der Eibefruchtung Ballen von Zytoplasma in den Verschmelzungskern eingeschlossen werden sollen. Zunächst erscheinen diese Ballen durch Kernmembranen deutlich abgegrenzt; sie nehmen dann allmählich das Aussehen von Kernsaft an, worauf die Abgrenzung verschwindet. Diese Erscheinung scheint jedenfalls nicht sehr verbreitet zu sein. BROWN selbst gibt an, daß sie bei *Peperomia Ottoniana* nicht vorkommt, und HÄUSER (1916) gelang es nicht, sie bei *P. magnoliifolia* festzustellen. NEMEC (1912) dagegen beschreibt sie für *Gagea lutea* sowohl bei der Ei- als auch bei der Endospermverschmelzung als häufige Erscheinung²⁾. Hier nehmen die eingeschlossenen Zytoplasmamassen alsbald den Charakter von Vakuolen an, ihre Plasmastruktur verschwindet und geht in eine sich homogen fixierende Substanz über. Einen ähnlichen Einschluß von Zytoplasma hat TAHARA (1921) zwischen den sich vereinigenden Polkernen des parthenogenetischen *Erigeron annuus* gesehen.

Die bisherigen Betrachtungen haben bei den Befruchtungsvorgängen einzig die Zellkerne ins Auge gefaßt. Indes ist es, wie früher hervorgehoben wurde, für einzelne Fälle sicher nachgewiesen, daß die in den Embryosack entleerten Spermakerne von deutlich abgegrenztem Eigenplasma umgeben sind. Aber auch in diesen Fällen konnte niemals festgestellt werden, daß männliches Zytoplasma in die Eizelle aufgenommen wird. Andererseits ist es natürlich unmöglich durch die anatomische Untersuchung den Beweis zu liefern, daß der verschmelzende Spermakern absolut frei von jeder Spur männlichen Zytoplasmas sei.

¹⁾ Über das gleichartige färberische Verhalten der Polkerne und der Kerne des Eiapparates vgl. CHODAT (1903); dieser schließt aus der bei beiden in Material verschiedener systematischer Stellung festgestellten Erythrophilie auf die weibliche Natur der Polkerne.

²⁾ Dagegen spricht NEMEC (1923) bei *Gagea bohemica* nichts von einem solchen Zytoplasmainschluß bei der Kernverschmelzung. Er hat bei dieser Pflanze ebenfalls doppelte Befruchtung beobachtet, obwohl die Eizelle nach der Befruchtung abstirbt.

Gewöhnlich werden nur zwei Spermakerne in den Embryosack entleert. Es sind jedoch Fälle bekannt, wo im Embryosack mehr als zwei Spermakerne gesehen wurden. Diese Erscheinung kann verschiedene Ursachen haben.

Zunächst können mehrere Pollenschläuche in den Embryosack eindringen. Dies ist bei *Juglans* ein ziemlich normales Verhalten (NAWASCHIN und FINN 1913), häufig wurde es ferner von TSCHERNOJAROW (1926) bei *Myosurus minimus* beobachtet und sonst wurde es bei verschiedenen Pflanzen als Ausnahmeerscheinung festgestellt, z. B. bei *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905), *Rumex verticillatus* (FINK 1899), *Reseda lutea* (GUIGNARD 1900 b), *Saxifraga granulata* (JUEL 1907, S. 18), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912), *Hippuris vulgaris* (JUEL 1911), *Vincetoxicum nigrum* (GUIGNARD 1922 a), *Elodea canadensis* (WYLIE 1904), *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914), *Colchicum autumnale* (HEIMANN-WINAWER 1919), *Hyacinthus orientalis* (HOFMEISTER 1849), *Sorghum bicolor* (HOFMEISTER 1849), *Watsonia* sp., *Viola tricolor* (SCHACHT 1858).

Eine zweite Möglichkeit, die das Auftreten mehrerer Spermakerne im Embryosack bedingen kann, ist die gelegentliche Ausbildung einer größeren Zahl von Kernen im männlichen Gametophyten. Vgl. diesbezüglich die auf S. 265 angeführten Beispiele.

Mehr aus Gründen der Vollständigkeit wäre schließlich noch als dritte Möglichkeit zu erwägen, ob nicht auch ausnahmsweise der vegetative Kern die Rolle eines Spermakernes spielen könnte. Der einzige Beleg, der in dieser Hinsicht vorliegt, betrifft *Phaseolus vulgaris*, wo nach WEINSTEIN (1926) bisweilen der vegetative Kern in den Embryosack entleert wird. Dieser Autor bildet auch einen Fall ab, wo im Pollenschlauchende kein vegetativer Kern zu sehen ist, zwei Kerne mit einem der Polkerne verschmelzen und ein dritter sich mit dem Eikern vereinigt. Vielleicht ist einer der drei Kerne der vegetative.

Im allgemeinen ist vor allem entschieden die erste Möglichkeit zur Erklärung heranzuziehen, wenn mehr als zwei Spermakerne im Embryosack auftreten, und meistens ist in diesen Fällen auch das Eindringen von mehr als einem Pollenschlauch beobachtet worden. Das Schicksal der überzähligen Spermakerne ist nun recht verschieden. JUEL (1907) sah bei *Saxifraga granulata* einmal zwei Spermakerne in Berührung einerseits mit der Eizelle, andererseits mit dem sekundären Embryosackkern, während zwei weitere „beschäftigungslos“ im Embryosack lagerten. Bei *Myricaria germanica* kommt es nach FRISENDAHL (1912) sehr oft zur Entleerung von mehr als einem Pollenschlauch. Der Autor fand sogar einmal sechs Spermakerne in einem Embryosack. Er bildet einen Fall ab, wo die doppelte Befruchtung eben stattgefunden hat, und außerdem sind zwei Spermakerne vorhanden, von denen der eine aus einer Synergide heraustritt, der andere neben dem Polkern liegt, der schon einen Spermakern empfangen hat. „Es ist interessant, daß der betreffende Polkern den zweiten Spermakern nicht aufnimmt, sondern seine Wand an der Stelle, wo er liegt, einstülpt.“ In anderen Fällen sah FRISENDAHL diejenigen Kerne, die nicht zur Befruchtung verbraucht wurden, allmählich zugrunde gehen. HÅKANSSON (1923) fand einmal bei *Levisticum* drei Spermakerne an einer Eizelle liegen; doch bezeichnet er es selbst als nicht ausgeschlossen, daß einer dieser drei

Kerne kein Spermakern, sondern ein chromophiler Körper (X-Körper?) ist. ISHIKAWA (1918) beschreibt bei *Oenothera nutans*, die mit Pollen von *Oe. pycnocarpa* bestäubt worden war, einen Embryosack, der drei Spermakerne enthielt, einen in Berührung mit der Eizelle, den zweiten am Polkern und den dritten frei im Embryosack; einen zu erwartenden vierten konnte er nicht feststellen. Von besonderem Interesse ist aber ein Fall von dispermatischer Befruchtung. Dieser trat in einer Samenanlage auf, in welche nur ein Pollenschlauch gedrungen war. Dennoch hatte die Eizelle zwei Spermakerne aufgenommen, während der Polkern nur einen an sich gezogen hatte. Dispermatische Befruchtung wurde übrigens auch schon früher von NĚMEC (1912) bei *Gagea lutea* beobachtet, wo deutlich einmal eine Eizelle zu sehen war, die zwei Spermakerne aufgenommen hatte. Dieser Fall war augenscheinlich durch das Eindringen zweier Pollenschläuche bedingt worden. Vgl. ferner die Angaben STRASBURGERS (1884a, S. 64) und DODELS (1891, S. 70).

Diese seltenen Fälle dispermatischer Befruchtung sind in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Vor allem können sie in Betracht gezogen werden, wenn man die Möglichkeiten erörtert, die die Entstehung triploider Formen erklären könnten. Allerdings wird mit Recht diese Erklärung wegen ihrer Seltenheit und aus anderen Gründen als unwahrscheinlich bezeichnet. Ferner müssen wir die Frage stellen, warum dispermatische Befruchtung so selten vorkommt, obwohl unzählige Spermakerne ungleich häufiger beobachtet werden. Warum scheint sich die Eizelle in vielen Fällen gegen die Aufnahme eines zweiten Spermakernes ablehnend zu verhalten, während sie bei *Gagea* und *Oenothera* vereinzelt einen solchen annimmt? Ist es vielleicht für das Zustandekommen der dispermatischen Befruchtung notwendig, daß zwei Spermakerne gleichzeitig dem Eikerne nahen? Ebensovienig wie auf diese Fragen wissen wir auf die ungleich wichtigere eine Antwort, ob aus der doppelt befruchteten Eizelle irgend etwas entsteht oder ob sie zugrunde geht.

Befruchtung zweier Zellen des Eiapparates wurde wiederholt beobachtet oder aus dem Auftreten zweier Embryonen in der Mikropylargegend erschlossen. DODEL (1891) sah, daß bei *Iris sibirica* gar nicht so selten Befruchtung einer Synergide vorkommt und gelegentlich beobachteten diese Erscheinung E. OVERTON (1891) bei *Lilium martagon* und SCHWERE (1896) bei *Taraxacum officinale*¹⁾. Bei *Iris* gehen sogar mehrzellige Embryonen aus Synergiden hervor, so wie bei *Allium odorum*, wo, wie HABERLANDT (1923b) vermutet, die Entstehung eines Synergidenembryos ebenfalls durch Befruchtung zustande kommt. In den genannten Fällen war die befruchtete Synergide durch ihren Bau als solche kenntlich oder es kann, wie bei *Allium odorum*, der junge Embryo durch Reste des Fadenapparates die Entstehung aus einer typischen Synergide beweisen. Es gibt jedoch auch Fälle, wo zwei Zellen des Eiapparates als Eizellen ausgebildet sind. Dies sah z. B. OSTERWALDER (1898) als Ausnahmefall bei *Aconitum napellus* und es scheint ihm „nicht undenkbar, daß solche eiähnliche Synergiden befruchtet werden können und sich hernach zu Embryonen entwickeln“. In der Tat konnte er auch

¹⁾ Der letzte Fall ist wegen der seither festgestellten Apomixis zweifelhaft. Es ist aber durchaus möglich, daß es normal sexuelle Formen bei *Taraxacum „officinale“* gibt.

wiederholt zwei Embryonen in der Gegend des Eiapparates beobachten. PERSIDSKY (1914) konnte aber bei *Delphinium elatum*, wo ebenfalls gelegentlich zwei Eizellen auftreten, die Verschmelzung je eines Spermakernes mit den Kernen der Eizellen sehen. In diesem Falle blieb der sekundäre Embryosackkern unbefruchtet. Wir sehen also, daß echte

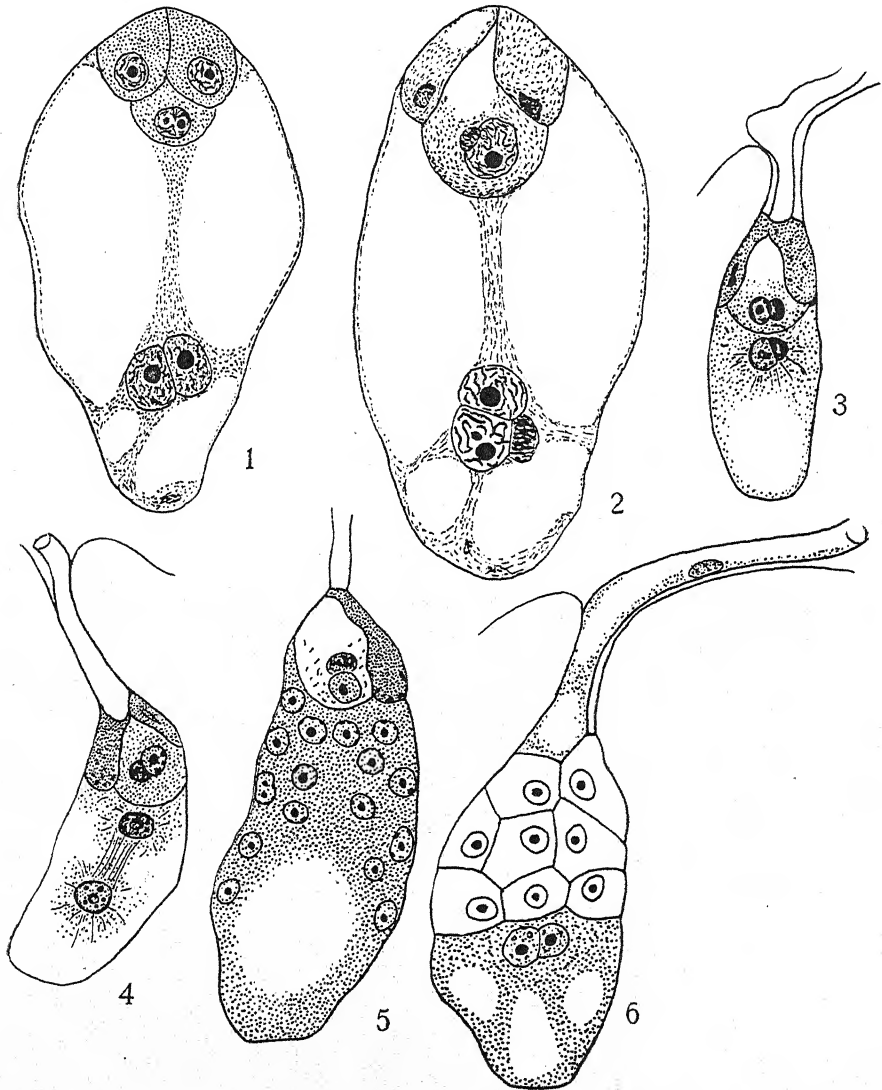


Abb. 34. Fig. 1 und 2. Fertiger Embryosack und doppelte Befruchtung bei *Endymion nutans*. — Fig. 3—6. *Vincetoxicum nigrum*. Fig. 3. Doppelte Befruchtung. Fig. 4. Späteres Stadium, primärer Endospermkern eben geteilt. Fig. 5. Ein Ausnahmefall: vielkerniges Endosperm, in der Eizelle Ei- und Spermakern noch nicht verschmolzen. Fig. 6. Ein Ausnahmefall: aus der befruchteten Eizelle ist der vielzellige Embryonalkörper entstanden; die Polkerne sind unbefruchtet geblieben, der eine Spermakern ist noch im Pollenschlauche zu sehen. Nach GUIGNARD. — Vergr.: Fig. 3—6 530 fach, Fig. 1—2 stark vergrößert.

Synergiden ebensogut befruchtet werden können wie Zellen vom Aussehen der Eizellen. Immerhin erscheint es wahrscheinlich, daß die Ausbildung als Eizelle für die Aufnahme eines Spermakernes geeigneter ist.

Seltener als Synergidenbefruchtung ist Antipodenbefruchtung beobachtet. Bei *Nigella arvensis* fand DERSCHAU (1918), daß in einem Falle der Pollenschlauch durch das Chalazagewebe zu den Antipoden vordrang und Spermakerne mit Antipodenkernen verschmolzen.

Zweifellos sind solche Fälle abnormer Befruchtung von allgemeinerem Interesse. PERSIDSKY (1914) schließt aus seinen angeführten Beobachtungen: die Kerne des Embryosackes seien nicht wesentlich voneinander verschieden und über den Charakter der Elemente des Embryosackes entschieden nicht die Eigenschaften der Kerne, sondern deren Lage in einer bestimmten Region des Embryosackes. Für eine ähnliche physiologische Gleichwertigkeit hat sich schon früher DODEL (1891) ausgesprochen. Zwingend ist jedoch ein solcher Gedankengang nicht. Abgesehen davon, daß die Seltenheit der Synergiden- und Antipodenbefruchtung darauf hindeutet, daß wir hier ebensowenig morphologische Schlüsse ziehen dürfen, wie in anderen teratologischen Fällen, kann doch eine ausgeprägte physiologische Differenzierung zwischen der Eizelle und den übrigen Bestandteilen des Embryosackes bestehen, wenn auch die letzteren hier und da einen Spermakern aufnehmen. Gibt es doch auch rein vegetative Kernverschmelzungen. Die Tendenz zweier in derselben Zelle auftretenden Kerne zu verschmelzen ist eben derart allgemein, daß wir in der Befruchtung einer Synergide oder Antipode keine Eigenschaft zu sehen brauchen, die auf eine physiologische Gleichwertigkeit mit der Eizelle hindeutet. —

Eine der wichtigsten Fragen dieses Abschnittes ist natürlich diejenige, ob der Vorgang der doppelten Befruchtung eine allgemeine Verbreitung hat oder nicht. Eine allgemeine Verbreitung vermutete bereits GUIGNARD (1900b) kurz nach der Entdeckung dieser Erscheinung und durch die zahlreichen Beobachtungen, die seither gemacht wurden, hat sich die Zahl der Arten, Gattungen und Familien, bei denen doppelte Befruchtung nachgewiesen ist, stetig und rasch vermehrt. Es dürfte lediglich ein Erfolg der Technik und Geduld sein, diese an einer normal sexuellen Pflanze festzustellen. Es erscheint unter solchen Umständen von beschränktem Wert, eine Liste derjenigen Pflanzenarten zu bringen, bei denen doppelte Befruchtung vorkommt¹⁾. In einer solchen Liste würde keine größere Abteilung der Angiospermen fehlen, auch die Monochlamydeen nicht, wenn auch diese Gruppe verhältnismäßig schwach vertreten ist. Bei der bedeutsamen Stellung von *Casuarina* erscheint es wichtig, daß auch an einer Art dieser Gattung, *C. stricta*, doppelte Befruchtung gesehen worden ist (FRYE 1903).

Es dürfte daher ausreichen, diejenigen Fälle zu erwähnen, bei denen die Autoren ausdrücklich angeben, daß keine Endospermbefruchtung stattfindet, oder dies als wahrscheinlich bezeichnen. Beweiskräftig ist eine solche Angabe allerdings nur, wenn der Autor sagen kann, wohin der zweite Spermakern gerät. Zu solchen zweifelhaften Angaben ist zu rechnen die bei O'NEAL (1923) über *Oenothera rubrinervis*, bei FISHER

¹⁾ Eine solche Liste wurde in der jüngsten Zeit von DAHLGREN (1927b) gebracht. Sie umfaßt etwas über 200 Arten.

(1914) über *Peperomia reflexa*, bei F. ANDERSSÖN (1922) über *Martynia Louisiana*, bei GLIŠIĆ (1924) über *Ramondia*, wo die doppelte Befruchtung manchmal stattfinden, manchmal ausbleiben soll¹⁾. Daß solche rein negative Angaben recht zweifelhaft sind; zeigt auch der Fall von *Vincetoxicum*, wo nach SEEFELDNER (1912) keine doppelte Befruchtung stattfinden soll, wo diese aber von GUIGNARD (1922a) später sicher nachgewiesen wurde (vgl. Abb. 34, Fig. 3).

Angaben, daß keine Endospermbefruchtung stattfindet, erscheinen nach unseren heutigen Kenntnissen nur bei solchen Familien glaubwürdig, wo kein Endosperm gebildet wird. Aber selbst da ist in manchen Fällen doppelte Befruchtung beobachtet worden. Völlig unterdrückt ist die Endospermbildung z. B. bei den Podostemonaceae, aber dennoch konnte W. MAGNUS (1913) bei *Lawia zeylanica* in einem Falle feststellen, daß der Polkern mit einem Spermakern verschmilzt (vgl. S. 197, Abb. 22, Fig. 8). Bezüglich der Orchidaceae, bei denen meistens die Endospermbildung unterdrückt ist, hat STRASBURGER (1900a) angegeben, daß bei einigen in Europa heimischen Arten der zweite Spermakern mit dem sekundären Embryosackkern verschmilzt; wenn aber die Polkerne zur Zeit der Befruchtung noch frei wären, sollte dasselbe eintreten, was NAWASCHIN (1900a) an *Phajus* sp. und *Blumei* und *Arundina speciosa* gesehen habe, nämlich ein Anlegen des Spermakernes an die Polkerne, ohne daß es zu einer Verschmelzung komme. Die Ursache dieses teilweisen Entfallens der Endospermbefruchtung ist leicht zu erkennen, wenn wir uns daran erinnern, daß in der ganzen Familie die Tendenz besteht, die chalazale Hälfte des Embryosackes zu unterdrücken. Wir sehen, daß vielfach weniger als drei Antipoden ausgebildet werden, daß die Antipoden frühzeitig degenerieren usw. Dieser Tendenz entspricht es auch, wenn die Polkerne frühzeitig degenerieren, und dieser letztere Umstand erklärt es auch, wenn die Endospermbefruchtung unterbleibt. Diese Ansicht wurde auch von K. HEUSSER (1915) ausgesprochen, der bei *Himantoglossum hircinum* nur ausnahmsweise die doppelte Befruchtung sah, meist bleibt der zweite Spermakern in der Nähe der Synergiden liegen und wird aufgelöst. Von sonstigen Beobachtungen über die Orchidaceae seien diejenigen von SHARP (1912) erwähnt, der bei *Epidendrum variegatum* doppelte Befruchtung sah. Dagegen legt sich bei *Phajus grandifolius* der zweite Spermakern an eine Gruppe von drei Kernen (oberer Polkern und die beiden chalazalen Kerne, die durch Teilung des primären chalazalen Kernes entstehen; vgl. S. 175) an und die Verschmelzung findet statt, wenn nicht vorher Desorganisation eintritt.

Daß bei einer Art ausnahmsweise die Endospermbefruchtung unterbleiben kann, ist wohl ziemlich sicher. Einen solchen Fall bespricht GUIGNARD (1922a) bei *Vincetoxicum nigrum* (vgl. Abb. 34, Fig. 3—6), in dem aus irgend einem nicht aufgeklärten Grunde nur ein Spermakern den Pollenschlauch verlassen und den Eikern befruchtet hat; der andere ist im Pollenschlauch zu sehen und der unbefruchtete sekundäre Embryosackkern ist ungeteilt, obwohl bei so weit vorgeschrittener Embryobildung schon ein vielkerniges Endosperm vorhanden sein sollte. Solche Fälle

¹⁾ Zu den unsicheren Fällen gehört auch *Dioscorea sinuata*; denn der Autor (SUESSENGUTH 1919, S. 17) sagt selbst: „Das Endosperm . . . ist anscheinend diploid, nicht triploid.“

sind von Interesse, weil sie die Ansicht stützen, daß wirklich die Endospermbefruchtung eine unumgängliche Voraussetzung für die Endospermbildung ist. Wahrscheinlich erklären sich manche der Fälle, wo ein verhältnismäßig weit vorgeschrittener Embryo bei einem noch gänzlich ungeteilten Endosperm zu finden war, während normalerweise die Endospermbildung mit der Embryoentwicklung gleichzeitig stattfand oder ihr vorauselte, dadurch, daß die Endospermbefruchtung unterblieb. Solche Ausnahmefälle sind allenthalben in der Literatur zu finden und z. B. beobachtet bei *Garcinia Kydia* (TREUB 1911), *Cotula turbinata* (DAHLGREN 1924), *Lactuca muralis*, *Helichrysum angustifolium*, *Tagetes signatus* (DAHLGREN 1920), *Melitella pusilla* (CHIARUGI 1927 b), *Pirus communis* (OSTERWALDER 1910), *Urtica dioica*, *U. cannabina* (MODILEWSKI 1908), *Fedia cornucopiae* (ASPLUND 1920) usw. Daß hie und da der zweite Spermakern nicht sein Ziel findet, zeigt auch eine Beobachtung HÄKANSSONS (1923) an *Seseli grande*, in deren Eizelle ein paarmal zwei Spermakerne auftraten, während keiner bei den Polkernen oder auf dem Wege zu ihnen war. In diesem Zusammenhang können auch die Befunde erwähnt werden, die HARLAN und POPE (1925) bei der Untersuchung einiger tausend Gerstenkörner gemacht haben. Unter diesen wurden sechs Körner mit Endosperm, aber ohne Embryo gefunden und eine größere Zahl solcher mit Embryo, aber ohne Endosperm (d. h. statt dieses eine zuckerhaltige Flüssigkeit). Die Autoren erklären diese Abnormitäten durch Einfachbefruchtung, indem im ersten Fall nur der sekundäre Embryosackkern, im letzteren nur der Eikern befruchtet wurde. Über endospermlose Samen bei *Oenothera* vgl. HIORTH (1926).

Die Erscheinung der Endospermbefruchtung ist so eigenartig, daß sich eine Anzahl von Fragen an sie knüpfen, die an dieser Stelle zum Teil nur gestreift werden können.

Hier wurde für die Verschmelzung der Polkerne oder des sekundären Embryosackkernes mit einem Spermakern ohne weiteres der Ausdruck Befruchtung gebraucht und damit an die Anschauung des Entdeckers der doppelten Befruchtung angeknüpft. NAWASCHIN (1898a) betrachtet nämlich diese Kernverschmelzung als einen Sexualakt und das durch diesen entstehende Gebilde ist ihm eine Art Embryo. „Wir haben es hier mit einer Art Polyembryonie zu tun, die als Bildung eines Paares sich ungleich entwickelnder Zwillinge auftritt: während der eine sich in eine gegliederte höhere Pflanze entwickelt, bleibt der andere thallusartig und wird von dem ersten zuletzt konsumiert.“ GUIGNARD (1899 b, c) dagegen spricht von einer Scheinbefruchtung (pseudofécondation). Ihm scheint (1900b) zwar die Bezeichnung Befruchtung nicht unzutreffend hinsichtlich der Verhältnisse bei *Lilium*; „si d'ailleurs, on vient à prouver définitivement que, chez les Orchidées, la copulation qui interesse les noyaux polaires n'est jamais suivie d'une division fournissant un albumen, il deviendra difficile d'admettre une homologie complète entre cette copulation et celle qui donne naissance à l'embryon“. Zweifellos keine sehr überzeugende Begründung. Weil eine Befruchtung unter Umständen keine Wirkung hat, soll sie schon deshalb keine Befruchtung sein? STRASBURGER (1901b) nähert sich mehr dem Standpunkt NAWASCHINS; das Wesen einer Befruchtung ist ihm die Entwicklungsanregung und die Vereinigung zweier Erbmassen und dies trifft für die Polkernverschmelzung zu. Wegen ihrer Besonderheiten nennt er aber diese

letztere eine vegetative Befruchtung. Während diese Ansichten doch im Wesen auf das gleiche hinausgehen, so daß es fast Geschmacksache ist, welchen charakterisierenden Ausdruck man wählt, will in neuerer Zeit SCHÜRHOFF (1917, S. 59) durch den Ausdruck *Trophomixis* den Gedanken zum Ausdruck bringen, daß die Dreifachverschmelzung mit Sexualität nichts zu tun habe. Das Wesen einer echten Befruchtung ist ihm die Verschmelzung sexueller, d. i. haploider Kerne. Seiner Ansicht nach müsse man „folgerichtig den diploiden sekundären Embryosackkern auch als Kern einer vegetativen Zelle bezeichnen und seine Kopulation mit dem zweiten Spermakern nur den vegetativen Kernverschmelzungen an die Seite stellen Mit größerem Recht ließe sich die Verschmelzung der beiden haploiden Kerne zum sekundären Embryosackkern als eine Art Befruchtung auffassen“. Er vergleicht auch direkt die Dreifachverschmelzung mit den Kernverschmelzungen, die er in der „Nährschicht“ der Gefäßbündelanlagen in der Sproßspitze des Spargels sah.

Die Entscheidung zwischen diesen Ansichten wird verschieden ausfallen, je nach den Ansichten, die sich der einzelne von dem Wesen der Befruchtung und des Sexualkernes gebildet hat. Sieht er in der Entwicklungsanregung und in der Übertragung von Erbmassen den wesentlichen Inhalt des Begriffes der Befruchtung, so wird er nicht umhin können, auch die Kernverschmelzung, die die Bildung des Endosperms einleitet, als Befruchtung anzuerkennen. Sieht er das Wesen der Befruchtung in einer Paarung der chromatischen Substanz, dann erscheint für ihn die Dreifachverschmelzung als eine Kernverschmelzung, die zur Ausbildung eines Gewebes führt, das weder Sporophyt noch Gametophyt genannt werden kann und am besten nach dem Ausdruck von TRELEASE als *Xeniophyt* bezeichnet wird. Eine Erörterung dieser verschiedenen Standpunkte würde zu weit und auch kaum zu einem abschließenden Ergebnis führen. Sie ist schließlich auch unabhängig von den Anschauungen, die wir von der biologischen Bedeutung der Endospermbefruchtung haben, d. i. von der Rolle, die die Endospermbefruchtung im Leben der einzelnen Pflanze spielt.

Schon in einer Zeit, da von der doppelten Befruchtung nichts bekannt war, hat LE MONNIER (1887) das Endosperm als Nährembryo bezeichnet und damit die physiologische Bedeutung, die das Endosperm für die Ernährung des heranwachsenden Embryos hat, zum Ausdruck gebracht. Der Embryo wird nicht direkt von der Mutterpflanze ernährt, sondern zwischen beiden ist ein Zellkörper eingeschaltet, der eine indirekte Ernährung des Keimlings bedingt. D. S. JOHNSON (1902a) hat das Verhältnis zwischen Embryo, Endosperm und Mutterpflanze in folgender Weise ausgedrückt: „the embryo sporophyte of the second generation is never nourished by the parent sporophyte directly, but always through the intermediate gametophyte“, und noch drastischer kennzeichnet BERNARD (1903) dieses Verhältnis, indem er den Embryo als Schmarotzer auf dem Endosperm und dieses wieder als Schmarotzer auf der Mutterpflanze bezeichnet.

Die Bedeutung der Verknüpfung der Endospermbildung mit einem Befruchtungsvorgang, der innig mit der Eibefruchtung verbunden ist, sieht nun STRASBURGER (1900a) darin, daß das Endosperm erst dann gebildet wird, wenn ein Embryo entsteht; es wird sozusagen vermieden, daß ein Endosperm dort entsteht, wo es keinen Embryo zu ernähren

hat. Die Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit den Polkernen ist somit eine „vegetative Befruchtung“, die ein Nährgewebe, das nach seiner Auffassung dem Prothallium der Gymnospermen homolog ist, nur dann erzeugt, wenn es seine Funktion ausübt, dann aber auch im richtigen Augenblick erzeugt. Zugunsten dieser Auffassung von dem regulierenden Einfluß der Endospermbefruchtung muß vor allem hervorgehoben werden, daß bei parthenogenetischen Pflanzen Embryobildung und Endospermentwicklung meist nicht so fest miteinander verbunden erscheinen wie bei normalsexuellen Angiospermen; so tritt z. B. bei *Erigeron annuus* die Endosperm Bildung bald früher, bald später ein als die Embryoentwicklung (TAHARA 1921).

Nicht grundsätzlich dieser Auffassung gegenüberstehend, sondern nur eine andere Seite derselben beleuchtend erscheint uns eine andere „Erklärung“ der Endospermbefruchtung. Diese Erklärung — wenn wir überhaupt dieses Wort für eine Betrachtung gebrauchen dürfen, die eine Erscheinung aus dem Gedankenkreise der Anpassung, der Zweckmäßigkeit heraus verständlich machen will — knüpft ebenfalls an die Rolle des Endosperms als Ernährers des Embryos an. Das Endosperm hat die Aufgabe, „die zugeführten Nährstoffe zu übernehmen und dem Embryo in einer Weise zuzuführen, welche keine vorzeitigen Differenzierungen an diesem zur Folge hat“ (SCHNARF 1917a, S. 57), es soll die zugeführten Nährstoffe in einer solchen Weise umwandeln, daß das neue Individuum, der Embryo, eine ihm zusagende Nahrung erhält. Solche Vorstellungen haben wohl THOMAS (1900) beeinflusst, wenn er schreibt: „That in cases of crossfertilization the endosperm formed as the result of a nuclear fusion, which includes a male element . . . may be more suitable for the nourishment and development of the embryo arising from the same mixed stock than an endosperm formed from the mother plant alone. The food material, f. e., contained in the cells of the crossed endosperm might agree better with the cross embryo than the supplied by an endosperm of purely maternal origin.“ Wir werden, wenn wir diese Auffassung einer Erörterung für wert halten, dabei das Wort Kreuzbefruchtung im weitesten Sinne nehmen und darunter nicht nur Bastardbefruchtung verstehen, sondern auch die sexuelle Vereinigung zweier Pflanzen, die sich nur durch ihre individuellen Eigenschaften unterscheiden. Ähnliche Anschauungen äußert auch NEMEC (1910, S. 502f.), wenn er betont, daß die doppelte Befruchtung nicht nur die Bildung des Endosperms auslöst, sondern dieses auch „physiologisch dem Embryo verwandt macht“. Dieser Autor stützt sich dabei unter anderem auch auf die Versuche STINGLS (1907), welche zeigten, daß Grasembryonen auf ihr arteigenes Endosperm verpflanzt besser gedeihen als solche auf artfremdem. Ein derartiger Unterschied müßte sich aber auch geltend machen im Falle einer Fremdbefruchtung, wenn nicht durch die doppelte Befruchtung für eine physiologische Verwandtschaft zwischen Endosperm und Keimling gesorgt würde.

Dieser Anschauung liegen natürlich zum Teil Voraussetzungen hypothetischer Natur zugrunde, für die erst die physiologische Chemie die Beweise liefern muß. Immerhin liefert sie einen beachtenswerten Gesichtspunkt. Keinen entscheidenden Einwurf gegen sie können wir darin erblicken, daß bei gewissen Orchidaceae die doppelte Befruchtung und die Endosperm Bildung ausbleibt, oder darin, daß der Embryo der Podo-

stemonaceae trotz des mangelnden Endosperms zu bedeutender Größe und vollkommener Gliederung heranwächst. Es handelt sich da um abgeleitete Formen, die in vieler Hinsicht reduziert sind und die Reduktion kann sich auch in dem Verlust an sich zweckmäßiger Einrichtungen äußern.

D. Das Endosperm

1. Entstehung und Einteilung des Endosperms im allgemeinen

Normalerweise entsteht das Endosperm aus dem Kerne, der aus der Verschmelzung der Polkerne oder des sekundären Embryosackkernes mit einem Sperma-kerne hervorgeht. Diesen Kern nennen wir den primären Endospermkern¹⁾. VAN TIEGHEM (1900) nennt die Zelle, welche den befruchteten primären Endospermkern enthält, mit einem eigenen Namen, Trophime, während er die unbefruchtete als Mesocyste (= Endospermanlage NAWASCHIN) bezeichnet.

Bei gewissen abnormen Endospermen von *Zea mays*, die im Anschluß an eine Kreuzung verschiedener Rassen beobachtet wurden, wird von manchen Autoren angenommen, daß sie nicht aus der normalen Dreifachverschmelzung entstanden sind. Es handelt sich da um vereinzelte Körner, deren Endosperm aus annähernd zwei Hälften besteht, die sich durch ihre Inhaltsstoffe (Stärke, Dextrin) oder durch ihre Färbung unterscheiden. Zur Erklärung wurden verschiedene Hypothesen herangezogen: Der Fusionskern der Polkerne und der zweite Spermakern haben jeder für sich einen Endospermteil gebildet oder der Spermakern hat nur einen Polkern befruchtet und sowohl der befruchtete als auch der unbefruchtete haben jeder für sich einen Teil des Endosperms erzeugt oder schließlich hat im Anschluß an eine normale Befruchtung eine vegetative Spaltung der genetischen Faktoren stattgefunden. Vgl. darüber EMERSON (1915) und die dort angegebene Literatur, ferner EMERSON (1921) und die Besprechung, die DAHLGREN (1927 b, S. 201) den „Mosaikendospermen“ gewidmet hat.

Wie im vorigen Abschnitt hervorgehoben wurde, sprechen eine Anzahl von Einzelbefunden dafür, daß die Befruchtung durch einen Spermakern die Auslösung der weiteren Entwicklung bewirkt. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß die normale Auslösung durch die Befruchtung manchmal durch eine Stimulation anderer Art ersetzt wird. Sicher gilt dies für die Endospermbildung parthenogenetischer und apogamer Pflanzen, bei denen sogar vielfach die Verschmelzung der Polkerne unterbleibt und jeder dieser letzteren für sich in Teilung tritt. In anderen Fällen wird das Eintreten des Pollenschlauches als

¹⁾ Auf das Vorhandensein einer primären Endospermzelle würde die Angabe LONAYS (1922 b, S. 28) über *Polygonum aviculare* hindeuten: „De même que les autres noyaux dépendent d'un corps cellulaire propre, de même le noyau secondaire occupe le centre d'un corps protoplasmique particulier délimité par une membrane albuminoïde et qui mérite d'être considéré comme une cellule autonome à la quelle je propose de donner le nom de cellule secondaire“. DAHLGREN (1924) bezeichnet diese Angabe als nachprüfungsbedürftig. Es dürfte sich jedoch nur um eine zu Mißverständnis führende Ausdrucksweise LONAYS handeln.

Reiz für die Auslösung der Endospermentwicklung angesehen, eine an sich wahrscheinliche Annahme, da ja auch der Pollenschlauch das Ovulum zum Wachstum zu veranlassen scheint. Wir sehen ab von älteren Beobachtungen aus einer Zeit, wo man noch nicht die „doppelte Befruchtung“ kannte (z. B. COULTER 1898, S. 83 über *Ranunculus*), und führen nur an, daß STEPHENS vereinzelt an *Penaea mucronata* gesehen hat, daß der primäre Endospermkern geteilt war, bevor noch Befruchtung eingetreten war¹). Daß ferner bei bestimmten äußeren Bedingungen unter Ausschluß der Befruchtung Endospermbildung hervorgerufen werden kann, hat SHIBATA (1902 b) durch seine Versuche an *Monotropa uniflora* gezeigt; durch eine Erhöhung der Temperatur und ebenso durch Behandlung mit osmotisch wirksamen Lösungen von Traubenzucker, Harnstoff, $MgCl_2$, KNO_3 usw. in bestimmter Konzentration konnte eine allerdings nicht ganz normale Endospermbildung eingeleitet werden, wogegen eine Teilung der Eizelle nur ganz vereinzelt stattfand. Hier wäre ferner noch der Endospermbildung in den Samen gewisser parthenokarper Früchte zu gedenken und der Versuche HABERLANDTS, welche es wahrscheinlich machen, daß Nekrohormone die Auslösung der Endospermbildung veranlassen können (Wundendosperm). Hier ist auch die Endospermbildung zu nennen, welche in Blüten von *Tragopogon* bei Kastrationsversuchen auftrat (EICHLER 1906 b). Alle diese Beobachtungen zeigen, daß der primäre Endospermkern mit einer selbständigen Entwicklungsfähigkeit begabt ist, die unter verschiedenartigen Bedingungen zur Geltung kommen kann. Die Aufnahme eines Spermakernes ist jedoch zweifellos die gewöhnlichste und wirksamste Auslösung der Endospermbildung. Angaben, daß sich normalerweise bei amphimiktischen Pflanzen Endosperm ohne oder vor der Befruchtung entwickle, müssen im allgemeinen mit Mißtrauen betrachtet werden. — Vorzeitige Endospermbildung wurde von TREUB (1891) für *Casuarina* angegeben und in Zusammenhang damit die Frage erörtert, ob nicht hier ein ursprünglich an die Gymnospermen erinnerndes Verhalten vorliege. Jedoch muß auch diese Angabe als zweifelhaft bezeichnet werden, wie aus den Befunden FRYES bei *Casuarina stricta* hervorgeht.

Ein beachtenswerter Umstand ist ferner darin zu sehen, daß die Endospermbildung von der Zahl der in ihm vorhandenen Chromosomen garnituren unabhängig ist. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist das Endosperm triploid. In den vierkernigen Embryosäcken der Oenotheraceae ist es diploid und, wenn, wie in den Embryosäcken vom *Peperomia*-Typus, mehr als zwei Polkerne verschmelzen, entstehen Endosperme mit einer entsprechend größeren Zahl von Chromosomensätzen. Durch Verschmelzung von Endospermkernen kann der Chromatinbestand noch weitere Modifikationen erfahren.

Im allgemeinen eilt die Ausbildung des Endosperms der Embryoentwicklung anfangs bedeutend voraus. Um nur einige extreme Fälle aus der neuesten Literatur zu erwähnen, sei z. B. angeführt, daß DAHLGREN (1916) in einem Embryosack von *Primula officinalis* etwa 1000 freie Endospermkerne fand, während sich die Eizelle erst einmal

¹) Vielleicht ähnliches bei *Nothopanax arboreum* (PIGOTT 1915); die Angaben des Autors sind etwas unbestimmt und nicht in zufriedenstellender Weise durch Zeichnungen belegt. Nach demselben Autor (PIGOTT 1927) soll auch bei *Corynocarpus laevigata* die nukleare Endospermbildung vor der Befruchtung eintreten.

geteilt hatte, und HÅKANSSON (1923, S. 43) gibt für *Orlaya grandiflora* an: „In einer Samenanlage wurden ungefähr 1000 (wohl 1024) Kernteilungen gleichzeitig im Endosperm gesehen. Die Eizelle war noch ungeteilt . . .“ Vielleicht finden sich aber in der Literatur noch größere Unterschiede zwischen dem anfänglichen Entwicklungstempo des Endosperms und des Embryos. Im allgemeinen dürfte das Vorauseilen des Endosperms bei Pflanzen mit nukleärer Endospermbildung stärker ausgeprägt sein als bei solchen mit zellulärem Endosperm. Wie sehr sich der primäre Endospermkern mit dem Teilen beeilen kann, zeigen die häufigen Fälle, wo sich dieser schon geteilt hat, bevor noch die Verschmelzung des Eikerns mit dem Spermakerne vollendet ist, wie es z. B. BLISS (1912) an *Viola*, FISHER (1914) an *Peperomia reflexa* und SVENSSON (1925, S. 125, Fig. 172) an *Myosotis arvensis* beobachtet hat. Diese Regel vom Vorauseilen des Endosperms erfährt jedoch auch bei normalsexuellen Pflanzen einige Ausnahmen. Bei den Valerianaceae erfolgt nach ASPLUND (1920) die erste Teilung der befruchteten Eizelle meist gleichzeitig mit der ersten Endospermteilung und nur selten fanden sich mehrere Endospermzellen bei einer ungeteilten Eizelle. Ferner wird nach GUIGNARD (1901a) bei *Najas major* der Eikern vor dem primären Endospermkern geteilt und ähnliche Beobachtungen wurden bei *Limncharis emarginata* (HALL 1902, S. 217) und *Helodea canadensis* (WYLIE 1904, S. 17) gemacht. GUIGNARD fiel es auf, daß gerade Wasserpflanzen diese Erscheinung zeigen. —

Bei den meisten Angiospermen müssen die Kerne des Endosperms drei Chromosomensätze enthalten. Trotz dieser längstbekannten Tatsache liegen nur wenige Untersuchungen über das Verhalten des Chromatins in der Kernteilung vor. In dieser Hinsicht sind vor allem die Befunde NOTHNAGELS (1918) an *Lilium* und *Trillium* erwähnenswert, in denen festgestellt wurde, daß bei dem Beginn der ersten Teilungen drei deutlich geschiedene Spireme gebildet werden. Es entsteht dann eine dreipolige Spindel entsprechend den drei Gruppen von Chromosomen und diese geht dann in eine zweipolige über. Überraschend ist, daß auch bei den folgenden Teilungen die drei Gruppen von Chromosomen erkennbar sind. Daß ein ähnliches Verhalten auch anderwärts vorkommt, zeigen die Angaben bei ERNST und BERNARD (1912a) über die Endospermkernteilungen bei *Burmannia candida*: „Es geht aber aus dem Aussehen der Teilungsprodukte deutlich hervor, daß dieser ersten Teilung jedenfalls keine Verschmelzung der chromatischen Substanz der drei Kerne vorausgegangen ist. Die beiden ersten Endospermkerne sind vielfach wieder dreiteilig und zeigen später drei getrennte Kernkörperchen. An einzelnen dieser dreiteiligen Kerne kann ganz deutlich wahrgenommen werden, daß jeder seiner Komponenten ein selbständiges Chromatinfadennetz aufweist und die drei Chromatinkörper sich im Inneren des ungeteilten Kernraumes deutlich abgrenzen.“ Ähnliches gibt KUWADA (1910) für *Oryza sativa* an. Es sei ferner an die Angabe von SAX (1918) über *Fritillaria pudica* und *Triticum durum* erinnert. Im Sinne einer gewissen Selbständigkeit der drei Kernkomponenten ist wohl auch die Beobachtung STRASBURGERS (1880b) zu deuten, daß bei den Kernteilungen im Endosperm von *Reseda odorata* dreipolige Spindeln auftreten (vgl. auch die entsprechenden Angaben für *Lupinus hirsutus* bei BUSCALIONI 1893a). Ob aber nicht doch früher oder später eine innigere

Durchdringung und Durchmischung der verschmelzenden Kernsubstanzen stattfindet, wissen wir nicht sicher. Wahrscheinlich scheint es immerhin, denn RUYS (1924, 1925) fand bei *Mouriria anomala* Metaphasen der sich teilenden Endospermkerne, in denen zwölf Gruppen ($x = 12$) von je drei Chromosomen auftraten. Ähnliche Angaben bringt NEMEC (1910, S. 118) über *Ranunculus ficaria*. Dieser Autor äußert auch die Vermutung, daß im Endosperm nach Eintritt der Zellbildung regulative Vorgänge auftreten, welche auf Herabsetzung der Chromosomenzahl hinzielen.

Das Endosperm zeigt in seiner Entwicklung eine sehr große Mannigfaltigkeit. Schon HOFMEISTER unterscheidet zwei Hauptarten: „Die Entwicklung des Endosperms kann in doppelter Weise erfolgen, entweder durch fortgesetzte Zweiteilung einer einzigen großen Mutterzelle oder durch das gleichzeitige Auftreten mehrerer freier Zellkerne im Embryosack, um welche anfangs freie sphärische Zellen entstehen, die allmählich zu festem Gewebe zusammenschließen“ (HOFMEISTER 1856, S. 90). Dieser Autor hatte auch bereits einen Einblick in die Verteilung der beiden Arten des Endosperms.

Auch heute pflegt man als Einteilungsgrund für die Haupttypen des Endosperms den Zeitpunkt zu benutzen, in welchem die Zellbildung beginnt. Die Zellbildung kann entweder schon unmittelbar nach dem ersten Teilungsschritt einsetzen, sie kann bald nach diesem eintreten oder später oder schließlich überhaupt nicht stattfinden. Für das erste genügt es jedoch zwei Haupttypen zu unterscheiden und ihnen einen intermediären Typus anzuschließen:

I. Nukleares Endosperm: der primäre Endospermkern teilt sich, ohne daß Zellbildung erfolgt; diese tritt erst nach einem späteren Teilungsschritte ein oder kann überhaupt unterbleiben.

II. Zellulares Endosperm: anschließend an die erste und die folgenden Kernteilungen geht Zellteilung vor sich.

III. Helobiales Endosperm: der primäre Endospermkern teilt sich unter Zellbildung in eine kleinere basale und eine größere mikropylare Zelle; in dieser werden bei den weiteren Kernteilungen zunächst keine Zellen gebildet.

Jede dieser Entwicklungstypen des Endosperms umfaßt eine ganze Reihe von Einzeltypen, die zum Teil recht weitgehende Unterschiede zeigen. Die Einteilung erweist sich hierdurch als künstlich, ebenso auch durch den Umstand, daß sie in gewissen Ordnungen scharfe Grenzen zieht, wo augenscheinlich Übergänge vorhanden sind.

Im folgenden sollen zunächst die Haupttypen des Endosperms im allgemeinen besprochen werden. Der Umstand, daß gerade das Endosperm sehr häufig haustorielle Differenzierungen ausbildet, ist der Anlaß, die Haustorien in einem besonderen Kapitel zu besprechen. Den Schluß bildet eine spezielle Besprechung des Endosperms in den Hauptabteilungen der Angiospermen.

2. Die nukleare Endospermentwicklung

Durch wiederholte Kernteilung entsteht in der, zwischen dem Eiapparat und den Antipoden liegenden Endospermanlage eine Zelle mit einer bei jedem Teilungsschritt wachsenden Zahl von freien Kernen. Die Kernteilungen folgen wenigstens anfangs der in vielkernigen Zellen

vorherrschenden Regel, sie gehen nämlich synchron vor sich. Diese Gleichzeitigkeit dauert in manchen Fällen lange an. So konnte STENAR (1925b, S. 42) in einem Embryosack von *Malva palmata* etwa 150 Teilungsspindeln zählen. In manchen großen Endospermanlagen mit zahlreichen freien Kernen können wir bisweilen an Stelle einer ganz strengen Gleichzeitigkeit die Erscheinung beobachten, daß die Teilung der Kerne an dem einen Ende des Embryosackes einsetzt und sich wellenartig gegen das andere Ende fortpflanzt. Solche Teilungswellen wurden z. B. von STRASBURGER (1879b) bei *Lilium*, von MELLINK (1881) bei *Adonis aestivalis*, von ERNST (1901) bei *Tulipa* gesehen. Bei *Corydalis cava* stellt NEMEC (1910, S. 90) ausdrücklich fest, daß die Teilungswelle vom Antipodial- gegen das Mikropylarende fortschreitet.

In der Regel hört früher oder später die Gleichzeitigkeit der Kernteilungen auf. Schon STRASBURGER (1879a) hebt hervor, daß sich dann, wenn die Embryosäcke eine bedeutende Größe erlangt haben und die Zahl der Kerne sehr groß geworden ist, Schwankungen in der Teilungszeit in einzelnen Gegenden des Embryosackes bemerkbar zu machen beginnen.

Die ersten Teilungen der nuklearen Endospermbildungen vollziehen sich wohl allgemein sehr rasch, so rasch, daß Beobachtungsreihen über die aufeinanderfolgenden Teilungsschritte ziemlich selten vorliegen. Es dürfte daher vielleicht auch das von DAHLGREN (1916) für *Armeria* beschriebene Verhalten nicht vereinzelt sein. Bei *Armeria* werden nämlich anfangs die Endospermkerne mit jeder Teilung kleiner, ein analoges Verhalten, wie es gelegentlich auch bei den drei letzten synchronen Teilungen der Embryosackentwicklung (vgl. S. 125) festgestellt wurde. Vgl. auch die Angaben über die Endospermentwicklung von *Ulmus americana* bei SHATTUCK (1905).

In einzelnen älteren Arbeiten wird angegeben, daß zwischen den sich teilenden Kernen Zellplatten angelegt werden, die wieder verschwinden. So sagt SOLTWEDEL (1882), „daß bei vielen untersuchten Pflanzen, deren sekundäres Endosperm durch freie Zellbildung entsteht, nach jeder Kernteilung in den Verbindungsfäden der jungen Kerne eine Zellplatte mehr oder minder stark ausgebildet wird. Bei einigen Pflanzen, z. B. bei *Lilium* wird sogar eine frei im Protoplasma endende Zellwand gebildet, die bei der Weiterentwicklung wieder resorbiert wird.“ STRASBURGER (1880a) fand bei *Lupinus* zwischen den Kernen in der Telophase Zellplatten angelegt, die jedoch wieder verschwinden. GUIGNARD (1881a) fand bei der Teilung des primären Endospermkernes von Leguminosen „parfois à l'équateur du tonneau, après l'arrivée des deux moitiés de la plaque nucléaire aux deux poles du fuseau, un commencement de plaque cellulaire qui ne tarde pas à disparaître, en même temps que les filaments eux-mêmes“. Ebenso wurde von ERNST (1901) die Bildung ephemerer Zellplatten zwischen den Endospermkernen von *Tulipa Gesneriana* beobachtet. In der neuesten Literatur scheinen Angaben über diese Zellplatten im Anschluß an die Endospermteilung zu fehlen, obwohl ihnen von manchen Autoren (SOLTWEDEL, COULTER und CHAMBERLAIN, CAMPBELL) eine gewisse Bedeutung bei der Entscheidung der Frage beigelegt wird, ob der nukleare Typus ursprünglich sei oder nicht.

Die Verteilung der freien Endospermkerne im Embryosack ist je nach der Form desselben und der Verteilung des Zytoplasmas verschieden.

Entsprechend dem starken Wachstum, das der Embryosack meistens nach der Befruchtung erfährt, tritt gewöhnlich eine mächtige Vakuole auf, die das Zytoplasma an die Peripherie drängt. In diesem wandständigen Zytoplasma liegen dann die freien Kerne annähernd gleichweit voneinander entfernt, eine Verteilung, die eine Art Gleichgewichtszustand vermuten ließe, wenn wir gegenseitige Anziehung (oder Abstoßung?) zwischen den Kernen annehmen. Diese Regel der Äquidistanz der freien Kerne ist an dem mikropylaren und dem antipodalen Pole des Embryosackes häufig gestört. An diesen Stellen greifen anscheinend andere Kräfte in die Verteilung der Kerne ein. Es liegt nahe, da an die am chalazalen Pole erfolgende Nährstoffzufuhr einerseits und an die durch das Wachstum des Keimlings hervorgerufenen trophischen Verhältnisse andererseits zu denken. Eine stärkere Anhäufung des Zytoplasmas in der Nähe des Embryos oder in der Gegend der Antipoden oder gleichzeitig an beiden Enden des Embryosackes ist sicher eine weitverbreitete Erscheinung und Hand in Hand mit ihr findet an diesen Stellen auch ein deutliches Zusammendrängen der freien Endospermkerne statt. Auf diese Anhäufung von Endospermplasma und -kernen am chalazalen Ende des Embryosackes zu einem „Basal-Apparat“ ist schon früher (S. 169) hingewiesen worden und wird noch später eingegangen werden. Als Beispiel für einen endospermalen „Mikropylar-Apparat“ sei die Beobachtung von GIBBS (1907) an *Stellaria* angeführt, wo am mikropylaren Ende eine durch gesteigerte Teilungstätigkeit herbeigeführte Anhäufung von Kernen zustande kommt; diese liegen in einer dichten Zytoplasma-masse, welche die basale Suspensorzelle umgibt. Eine ähnliche einseitige Verteilung des Endosperms gegen den Embryo zu findet sich auch nach HÅKANSSON (1923) bei verschiedenen Umbelliferen, z. B. bei *Torilis nodosa*, oder nach STENAR (1925a) bei *Limnanthes Douglasii*.

Eine dichtere Anhäufung des Endospermzytoplasmas und der dazugehörenden Kerne in der Gegend des Embryos und namentlich in der Antipodialregion ist zweifellos eine sehr weit verbreitete Erscheinung und dürfte durch trophische Verhältnisse bestimmt sein. Für eine solche Auffassung spricht auch die Erscheinung, daß manchmal die Anhäufung des nuklearen Endosperms nicht an den genannten Brennpunkten der Nährstoffvermittlung, sondern an einer anderen Stelle erfolgt, aber dann trotzdem die Verteilung des Endosperms unter dem Gesichtspunkte des Nahrungsstromes verstanden werden kann.

Bei *Borago officinalis* (SVENSSON 1925, S. 98—100) sind die Endospermkerne anfangs gleichmäßig verteilt. Bald aber tritt eine Verdichtung derselben und eine stärkere Anhäufung des Endospermzytoplasmas an derjenigen Seite des Embryosackes ein, die dem Funikulus des hemitropen Ovulums zugewendet ist. Der Embryosack hat zu dieser Zeit eine, im medianen Längsschnitt dreieckige Form angenommen (vgl. Abb. 35, Fig. 1, 2). Ein Eckpunkt dieses Dreieckes ist vom Eiapparate, einer von den bald degenerierenden Antipoden eingenommen und der dritte ist die Spitze einer gegen den Funikulus zu gerichteten, sekundären Erweiterung des Embryosackes, die der Autor als seitlichen Divertikel bezeichnet. In diesem findet nun die Anhäufung von nuklearem Endosperm statt, hier sind die Kerne deutlich größer als im übrigen Endosperm und hier kommt es auch früher zur Ausbildung von Endospermzellen als anderswo. Augenscheinlich ist bei dieser Pflanze

die Zufuhrstelle der Nährstoffe durch den Funikulus zum Embryosack nicht wie gewöhnlich in der Antipodialgegend, sondern bei der Spitze des seitlichen Divertikels zu suchen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß eine mikrochemische Untersuchung der Membranverhältnisse in der Samenanlage das Ergebnis liefern wird, daß keine Innenkutikula diesem angenommenen Verlaufe des Nahrungsstromes im Wege steht. Zwar keine

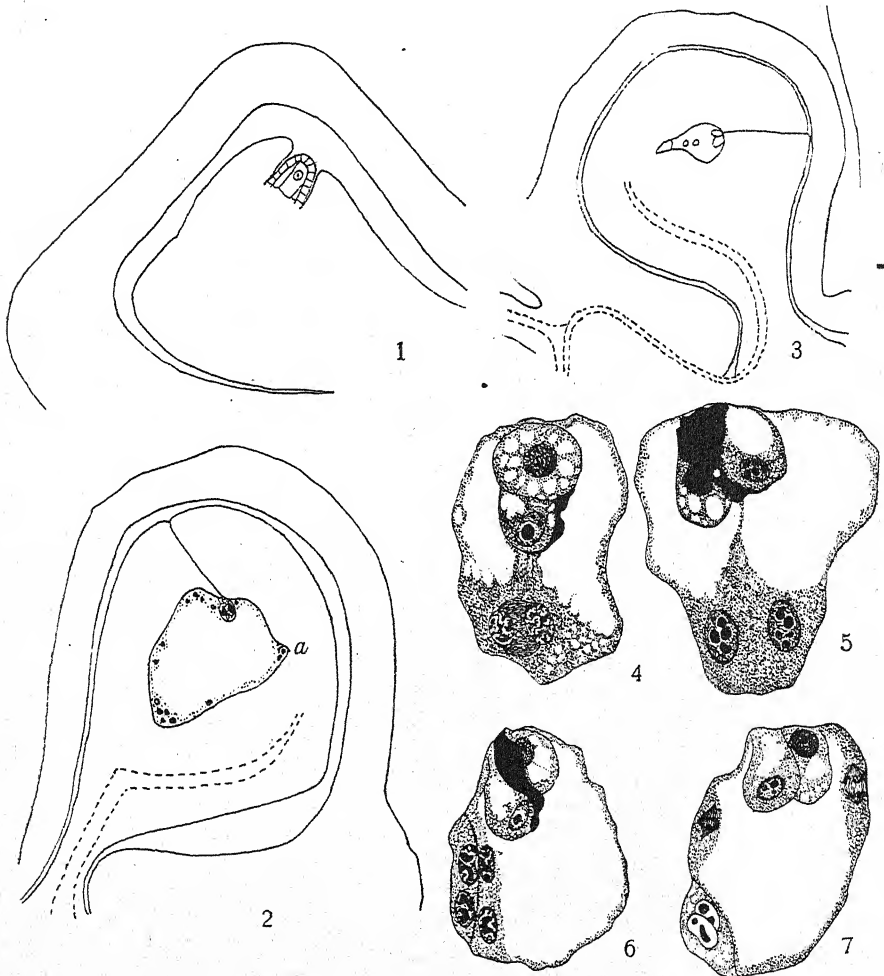


Abb. 35. Fig. 1 und 2. Mediane Schnitte durch eine Teilfrucht von *Borago officinalis*. Fig. 1. Stadium der Embryosackmutterzelle (beachte die mächtige Chalaza). Fig. 2. Stadium nach der Befruchtung, mit freien Endospermkernen, die sich in dem seitlichen, gegen den Funikulus zu gerichteten Divertikel des Embryosackes dichter anhäufen (bei *a* die Antipoden). — Fig. 3—7. *Lycopsis arvensis*. Fig. 3. Medianer Schnitt durch eine Teilfrucht; der Embryosack zeigt den Beginn der Bildung des seitlichen Divertikels. Fig. 4. Erste Teilung des primären Endospermkernes (dieser liegt im seitlichen Divertikel; das Antipodialende liegt weder hier noch in den folgenden drei Figuren im Schnitt). Fig. 5. Endosperm zweikernig. Fig. 6. Vierkerniges Endosperm, der laterale Divertikel durch eine Wand abgetrennt. Fig. 7. Zweikerniges „laterales“ Endosperm. — Nach SVENSSON. — Vergr.: Fig. 1 und 2 35 fach, Fig. 3 70 fach, Fig. 4—7 etwa 240 fach.

Divertikelbildung, aber sonst recht ähnliche Verhältnisse fand SVENSSON bei *Onosma echinoides*. Bei dieser Pflanze häuft sich ebenfalls in Stadien, wo zahlreiche freie Endospermkerne vorhanden sind, das Zytoplasma an der dem Funikulus zugewendeten Seite stärker an und die Kerne sind hier nicht unbedeutend größer als diejenigen Endospermkerne, welche in der übrigen dünnen Plasmaschicht ziemlich spärlich verstreut liegen. Hier beginnt auch zuerst die Wandbildung im Endosperm. Eine ähnliche Anhäufung der freien Endospermkerne an der dem Funikulus und der Raphe zugewendeten Seite des Embryosackes ist auch bei *Gilia millefoliata* beobachtet worden (SCHNARF 1921a, S. 156).

An die bei *Borago officinalis* beobachteten Verhältnisse, die SVENSSON als *Borago*-Typus des Endosperms bezeichnet, schließt sich das von demselben Autor studierte Verhalten von *Lycopsis arvensis* an. Auch bei dieser Pflanze ist eine gegen den Funikulus zu gerichtete Seitenausbuchtung des Embryosackes vorhanden und in ihr erfolgt die erste Teilung des primären Endospermkernes in zwei freie Kerne. Aber schon die zweite Teilung liefert eine Plasmawand¹⁾, welche den seitlichen Divertikel vom übrigen Raum der Endospermanlage scheidet (vgl. Abb. 35, Fig. 3—7). Es entstehen so zwei Räume, das kleinere „laterale Endosperm“ und das größere „zentrale Endosperm“. Aus dem ersteren entstehen gewöhnlich vier antipodenartige Zellen mit hypertrophierten Kernen; das letztere verhält sich wie ein gewöhnliches nukleares Endosperm und in ihm werden bedeutend später Zellen gebildet.

Dieser Fall — von SVENSSON als *Lycopsis*-Typus bezeichnet — ist in verschiedener Hinsicht merkwürdig. Es folgen freie Kernteilung, Zellbildung, dann wieder freie Kernteilung und schließlich von neuem Zellbildung recht bunt aufeinander. Ferner tritt schon nach der zweiten Kernteilung eine etwas ungeklärte Wandbildung ein, was sonst bei keinem nuklearen Endosperm beobachtet wurde. Daß man aber trotzdem den *Lycopsis*-Typus unter dem Sammelbegriff des nuklearen Endosperms einreihen muß, ist klar, um so mehr, als er sich zweifellos dem früher besprochenen *Borago*-Typus eng anschließt. Bemerkenswert ist auch die Ausbildung des lateralen Endosperms zu „Ersatzantipoden“, die infolge Unkenntnis ihrer Entwicklung von älteren Autoren wie LÖTSCHER (1905) für Antipoden gehalten wurden. Der *Lycopsis*-Typus kommt nach SVENSSON bei zehn Anchuseae und drei Lithospermeae vor. Bei *Cerinth*e und *Lithospermum* ist kein lateraler Divertikel vorhanden; diese Gattungen verhalten sich also zum *Lycopsis*-Typus, wie *Onosma* zum *Borago*-Typus.

Mindestens zum Teile geht die ungleichmäßige Verteilung des plasmatischen Wandbelages und der freien Endospermkerne mit einer Differenzierung dieser letzteren Hand in Hand. Insbesondere sind wiederholt Größenunterschiede zwischen den freien Endospermkernen beschrieben worden. Bei *Colutea arborescens* bildet das Endosperm nach NEMEC (1910, S. 113) anfangs einen vielkernigen Wandbelag, in welchem die großen Endospermkerne ziemlich gleichmäßig verteilt sind. „Nach Beendigung der Kernvermehrung beginnen die Kerne in der Chalazagegend

¹⁾ Über die Bildung dieser Wand konnte SVENSSON keine genaueren Beobachtungen machen. Möglicherweise liegt hier der seltene Fall vor, daß zwei parallel nebeneinanderliegende Kernspindeln zwei Zellplatten erzeugen, die in derselben Ebene liegen und eine einzige Wand ausbilden.

zu wachsen und erreichen ungewöhnlich große Dimensionen. In dem Mikropylarende bleiben die Kerne klein, ihre Form ist rundlich. Ihre Durchmesser betragen da $8,1 \times 8,1$ bis $10,8 \times 10,8 \mu$. Im Chalazateile erscheinen sie schließlich linsenförmig, ihre Durchmesser betragen da $54 \times 16,2$ bis $108 \times 13,5 \mu$. Diese großen Kerne enthalten ein sehr großes Kernretikulum, in dem Chromatinansammlungen differenziert sind und einen meist stark vakuolisiert fixierten Nukleolus Die großen Kerne entstehen hier nicht durch Verschmelzung von zahlreichen kleineren, sondern durch Wachstum.“ Bei *Podophyllum* zeigt sich nach LUBLINER (1925b) ähnliches; Endospermkerne der Chalazaregion zeigen in den beiden Hauptdimensionen $20 \times 25 \mu$, in der Mikropylarregion nur $12 \times 17 \mu$. Ebenso fand CHIARUGI (1925) im chalazalen Teile von Embryosäcken der Cistaceae größere, zum Teil gelappte Kerne. Ähnliche Beobachtungen wurden bei *Humulus japonicus* (MODILEWSKI 1908a), bei Cruciferae (VANDENDRIES 1909), bei Mimosaceae (GUIGNARD 1881a), bei *Anemone*-Arten (HUSS 1906), bei *Melilotus albus* (YOUNG 1905), bei *Seseli montanum* (HÅKANSSON 1923), bei Oenotheraceae (TÄCKHOLM 1914, 1915, RENNER 1914) u. a. gemacht. Zum Teil erreichen diese großen unteren Endospermkerne ganz außerordentliche Ausdehnungen. So bildet HUSS (1906) bei *Anemone hepatica* einen solchen von sehr unregelmäßiger Gestalt mit sehr großen Nukleolen und einem größten Durchmesser von 100μ ab.

Während in diesen Fällen nur Wachstum die Ursache der Vergrößerung eines Teiles der Endospermkerne ist, kann in anderen Fällen Amitose ungleiche Kerngröße herbeiführen. Abnormer Weise kann sich schon der primäre Endospermkern amitotisch teilen, was bisweilen bei *Bupleurum aureum* (HÅKANSSON 1923) und bei *Nicotiana „Deli-Tabak“* (PALM 1922c) gesehen wurde. In späteren Stadien wurden Amitosen bei *Myosurus minimus* (SWINGLE 1908), bei einigen Viciae (GUIGNARD 1881a), bei *Vicia faba*, *Lupinus*-Arten, *Fritillaria imperialis* und *Leucojum vernum* (BUSCALIONI 1898), bei *Phytolacca decandra* (LEWIS 1905) und anderen Pflanzen beschrieben. Bei *Ranunculus acer* konnte SCHÜRHOFF (1915) sogar simultan verlaufende Amitosen im Endosperm beobachten und zwar handelte es sich in diesem Falle um Kerne, die Riesenwuchs zeigten. Vgl. ferner die Angaben über *Fritillaria imperialis* (DIXON 1895c) und *Bellevalia romana* (GUIGNARD 1885a).

Daß gelegentlich auch Verschmelzungen zwischen freien Endospermkernen vorkommen, ist wahrscheinlich, wenn sie auch oft schwer einwandfrei nachzuweisen sind. Derartige Angaben liegen z. B. für *Galanthus nivalis* und *Lilium croceum* (SOLTWEDEL 1882) vor und zwar handelt es sich hier um Kerne, die während der Metaphase verschmelzen. Derselbe Autor vermutet auch in gewissen langgestreckten Endospermkernen von *Leucojum aestivum* und *Hemerocallis fulva* Verschmelzungsstadien. Nach NEMEC (1910, S. 424) kommen im Endosperm von *Agrostemma githago* Kernverschmelzungen vor, „bevor noch die ersten Anzeichen einer Furchung des zytoplasmatischen Wandbelages zu merken sind“, und nach ROSENBERG (1901, S. 16) treten bei *Zostera marina* Verschmelzungen zwischen je zwei Endospermkernen auf.

Wir sehen aus diesen Beispielen, daß in nukleären Endospermen gar nicht so selten deren Kerne auffallende Größenunterschiede zeigen. Die unmittelbare Ursache der Vergrößerung einzelner Kerne kann ver-

schieden sein. Wachstum, unregelmäßige Kernteilungen (Amitosen), Kernverschmelzung kann diese Erscheinung bedingen. Die Grundursache dürfte jedoch in vielen Fällen in trophischen Verhältnissen zu suchen sein. Es ist jedoch auch in Betracht zu ziehen, daß eine Vergrößerung und Verschmelzung der freien Endospermkerne eine Alterserscheinung ist. Diesbezüglich sei auf *Lopezia coronata* hingewiesen, in deren nuklearem Endosperm überhaupt keine Zellbildung stattfindet (TÄCKHOLM 1914). „Wenn das Endosperm die Höhe seiner Entwicklung erreicht hat, besteht es teils aus einem dichten Wandbelag, der dem Rest des Nuzellus anliegt, teils aus einer lockeren Masse, die den Raum zwischen den Kotyledonen ausfüllt. Bei der Degeneration des Endosperms, die, während der Embryo noch ziemlich klein ist, beginnt, erfahren die Kerne große Veränderungen. Sie werden um vieles größer und nehmen häufig unregelmäßige Gestalten an. Die größten haben mehrere Nukleolen und sind durch Verschmelzung mehrerer Kerne entstanden.“

Auf das vielkernige Stadium des nuklearen Endosperms folgt früher oder später Zellbildung. Die Fälle, wo diese unterbleibt, sind nicht besonders zahlreich und treten zerstreut im System auf. Von solchen Fällen seien *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912, S. 56), *Limnanthes Douglasii* (GUIGNARD 1893, S. 307; vgl. auch STENAR 1925a), *Aesculus hippocastanum* und *Acer pseudoplatanus* (GUÉRIN 1901, S. 351, 352), *Lumnitzera racemosa* (KARSTEN 1891) genannt. Unter den Oenotheraceae kommt es ferner, wie erwähnt, bei *Lopezia coronata* (TÄCKHOLM 1914) zu keiner Wandbildung und dasselbe scheint für die Melastomataceae (ZIEGLER 1925) zu gelten. Nach GUIGNARD (1881a) sind hier die Viciae zu nennen, was von BUSCALIONI (1898) mit einer kleinen Einschränkung bestätigt wird. Dieser fand nämlich, daß bei *Vicia faba* nur in dem interkotyledonären Zwischenraum eine mehr oder weniger unregelmäßige Membranbildung stattfindet. Während bei all diesen beispielsweise genannten Pflanzen ein transitorisches nukleares Endosperm vorliegt, das frühzeitig seine Entwicklung einstellt, jedoch vorher bei der Entwicklung des Embryos allem Anscheine nach eine wichtige Rolle bei der Ernährung desselben spielt, ist bei den Orchidaceae die Tendenz deutlich ausgeprägt, die Endospermbildung überhaupt zu unterdrücken. Diese Tendenz kommt in verschiedenen Eigentümlichkeiten zum Ausdruck. Der primäre Endospermkern zeigt vielfach frühzeitig Anzeichen der Degeneration, so daß auch oft nicht einmal die Anregung zur Endospermbildung, die Endospermbefruchtung stattfinden kann. Nur bei ganz wenigen Arten ist der Anfang einer nuklearen Endospermbildung beobachtet worden, z. B. bei *Cypripedium parviflorum* (PACE 1907) und *Paphiopedilum insigne* (AFZELIUS 1916)¹⁾. LEAVITT (1901) gibt an, daß bei *Spiranthes cernua*, wahrscheinlich nach doppelter Befruchtung, ein primärer Endospermkern entsteht und nach der Angabe des Autors bleibt dieser am Ende des Embryosackes erhalten, wo er wahrscheinlich „by vitalizing the protoplasma around it, assists in passing along nutriment to the embryo“. Wenn diese Ansicht richtig ist, liegt somit hier der Fall eines ein-kernigen Endosperms vor, das allerdings nicht lange bestehen bleibt.

¹⁾ Aussicht, ein mehrkerniges Endosperm in der Familie der Orchidaceae zu finden, bieten vielleicht noch solche Arten, bei denen ein verhältnismäßig hoch organisierter Keim ausgebildet wird wie bei der von TREUB (1879) untersuchten *Sobralia micrantha*.

Ganz unterdrückt ist die Bildung des Endosperms in der Familie der Podostemonaceae. Inwieweit der „Pseudoembryosack“ (vgl. S. 61), der aus dem unteren Teile des Nuzellus hervorgeht, eine dem Endosperm physiologisch vergleichbare Bildung vorstellt, bleibe dahingestellt. Der heranwachsende Embryo wächst wohl in den „Pseudoembryosack“ hinein; die in diesem auftretenden freien Kerne erinnern aber nur entfernt an freie Endospermkerne, sie sind nicht weiter entwicklungsfähig und zeigen Degenerationserscheinungen wie Fragmentation und haben das Aussehen von absterbenden Kernen (vgl. WENT 1909, 1910, 1912, 1926; ferner MAGNUS 1913). Beiden Familien, den Podostemonaceae und den Orchidaceae, ist gemeinsam, daß die Embryonen auf die Ernährung durch das Endosperm so ziemlich ganz verzichtet haben. Der Embryo muß sich, wenn er überhaupt einer größeren Nahrungszufuhr bedarf, die er nicht aus seiner unmittelbaren Umgebung decken kann, auf andere Weise behelfen und zwar durch Suspensorhaustorien, die vielfach mächtig entwickelt sind. —

Wenn wir jetzt zur Besprechung der in den meisten Fällen stattfindenden Zellbildung im nuklearen Endosperm übergehen, müssen wir zunächst hervorheben, daß der Zeitpunkt, in welchem sie einsetzt, sehr verschieden ist. Einige Beispiele mögen diese Verschiedenheit beleuchten. Bei *Hamamelis virginiana* fand SHOEMAKER (1905) ein sehr kurzes Stadium der freien Kerne, in dem Zellwände¹⁾ bereits im zwölkernigen Stadium angelegt werden. Dies ist ein so früher Zeitpunkt, daß man an eine zelluläre Endospermbildung denken müßte, wenn keine jüngeren Stadien vorlägen. FRYE (1902) gibt sogar an, daß bei *Asclepias Cornuti* im achtkernigen Stadium die Wandbildung beginnt. Das andere Extrem sind solche Endosperme, wo die Zahl der Kerne rein nuklear bis auf eine sehr große Zahl vermehrt wird und dann erst Zellbildung eintritt. So ziemlich die größte diesbezügliche zahlenmäßige Angabe, die in der Literatur vorliegt, dürfte es sein, wenn STENAR (1925 b) in einem Embryosack von *Malva palmata* nicht weniger als 2000 freie Endospermkerne zählen konnte. Wir können daraus schließen, daß sich bisweilen die Zahl der freien Endospermkerne bis auf einige tausend vermehren kann, bis Zellbildung eintritt. Im allgemeinen dürfte dies in Embryosäcken stattfinden, welche durch ein nach der Befruchtung sehr lange andauerndes und starkes Wachstum ausgezeichnet sind. Ein Beispiel für eine solche lange Dauer der Endospermbildung bildet *Tilia platyphyllos*, bei welcher Pflanze nach STENAR (1925 b, S. 69) in Uppsala die Bestäubung in der Mitte oder der zweiten Hälfte des Juli stattfindet. „Nicht nur im ganzen August, sondern auch während des größeren Teiles des September findet man in ihren Embryosäcken freie Endospermkerne und erst in der zweiten Hälfte des September oder Anfang Oktober beginnt Zellbildung im Endosperm einzutreten.“ Nicht so lange andauerndes, aber ebenfalls starkes Wachstum und in Zusammenhang damit eine sehr starke Vermehrung der freien Endospermkerne weist *Asparagus officinalis* auf. Der zeitliche Verlauf der Endospermentwicklung ist hier nach ROBBINS und BORTHWICK (1925) folgender: Am 5. Tage nach der Bestäubung waren freie Kerne in verhältnismäßig geringer

¹⁾ Auffallend ist die Bemerkung: „This walls first arise at the bottom of the embryo sac“.

Zahl im mikropylaren Ende des Embryosackes zu finden; darauf folgen rasche Kernteilungen; am 10. sind die Endospermkerne ganz gleichförmig über die Peripherie des Embryosackes verteilt, am 13. oder 15. Tage beginnt die Wandbildung und schreitet gleichmäßig von allen Seiten aus fort: nach drei Wochen ist der Embryosack vollständig von Endospermgewebe erfüllt. —

Hinsichtlich der Art der Wandbildung im nuklearen Endosperm liefern die in der Literatur vorliegenden Befunde den Gesamteindruck, daß im allgemeinen die Wände durch Zellplatten gebildet werden. Nukleare Endosperme haben auch in erster Linie als Studienobjekte für diese Art der Wandbildung gedient. Als typisches Beispiel mag in dieser Hinsicht der Vorgang bei *Corydalis* dienen, wie ihn TISCHLER (1900; vgl. auch STRASBURGER 1880 b, S. 23) beschrieben hat. Sobald hier die Vermehrung der freien Endospermkerne einen bestimmten Grad erreicht hat, bilden sich zwischen ihnen im wandständigen Zytoplasma „sonnenförmige Fadensysteme“ aus. Die Scheidewände werden nun in der Weise angelegt, daß die in der Mitte der Fäden sich bildenden Verdickungspunkte verschmelzen. Die so gebildeten Zellplatten spalten sich und in dem Zwischenraume wird die junge Membran ausgeschieden. Da bei *Corydalis* nicht alle Kerne durch die genannten Fadensysteme verbunden werden, werden meist drei oder vier Kerne in eine Zelle eingeschlossen, bisweilen auch mehr. Nicht ganz geklärt ist das Verhältnis, in welchem diese kinoplasmatischen Fäden zu den in den letzten Telophasen vorhandenen Verbindungsfäden stehen. Entweder bleiben die letzteren erhalten und es werden zwischen Kernen, die nicht Schwesterkerne sind, neue Verbindungsfäden erzeugt; oder es werden alle Verbindungsfäden neu gebildet. Das letztere ist wohl das wahrscheinlichere, da stets nur das Auftreten von Fasern nach verschiedenen Richtungen gleichzeitig beobachtet zu sein scheint. Weitere Beispiele für diese Art der Wandbildung durch Zellplatten sind: *Tulipa* (ERNST 1901), *Zostera* (ROSENBERG 1901 a), *Caltha palustris* (STRASBURGER 1880 b, S. 22), *Ranunculus ficaria* (NEMEC 1910) u. a.

Diese Art der Zellbildung ist jedenfalls weit verbreitet. Wenn — wie es gewöhnlich der Fall ist — zwischen den Kernen eines plasmatischen Wandbelages so Wände gebildet werden, entstehen zunächst nur unvollständig begrenzte Zellen, denn es werden Wände gebildet, die auf der Wand des Embryosackes senkrecht stehen; gegen innen zu grenzt das Plasma der Endospermzellen an den großen zentralen Saft Raum. Nur in seltenen Fällen ist, wie später noch erwähnt werden wird, der Embryosack vollständig von Zytoplasma erfüllt und dann werden allseitig begrenzte Zellen gebildet.

Ob jedoch immer die Anlage der ersten Wände im nuklearen Endosperm durch Zellplatten stattfindet, erscheint jedoch unsicher. Schon STRASBURGER (1888, S. 179) hebt hervor, daß manchmal keine Strahlensysteme zwischen den Kernen differenziert werden und dann „ohne Beteiligung derselben die Zellplatten in gleichem Abstand zwischen den Zellkernen“ entstehen (vgl. auch STRASBURGER 1880 a). Bei *Asclepias Cornuti* bildet FRYE (1902) einen Wandbildungsvorgang ab, den er als „indentation“ bezeichnet. Es handelt sich da um einen von außen nach innen verlaufenden Furchungsprozeß, der auch in jungen Endospermstadien von *Aegilops ovata* gesehen worden ist (SCHNARF 1926). Hier

beginnt die Wandbildung in der dichten Zytoplasmamasse des mikropylaren Teiles des Embryosackes und ist durch folgende Eigentümlichkeiten charakterisiert: Sie geht ohne jede erkennbare Beziehung zu den Kernen vor sich; es werden ferner zwischen diesen keine kinoplasmatischen Fadensysteme gebildet; und vor allem verläuft die Wandbildung zentripetal, durch Furchung. Wenn jedoch bei *Aegilops* die Zellbildung vom mikropylaren Teil auf den viel größeren übrigen Teil des Embryosackes übergreift, scheint sie auf die gewöhnliche Art durch Zellplatten durchgeführt zu werden. In diesem Zusammenhang kann auch auf einige Angaben HEGELMAIERS (1886) hingewiesen werden. Bei *Lonicera caprifolium* fand dieser anfangs im Embryosack einen plasmatischen Wandbelag mit zahlreichen Kernen und in späteren Stadien das Auftreten von zahlreichen Vakuolen in dem Plasmaschlauch. Er nimmt nun an, daß die Zellräume der Endospermzellen im wesentlichen „aus den in dem Protoplasmaschlauche aufgetretenen Vakuolen ihren Ursprung nehmen, die Platten des Wandgerüsts in den trennenden Leisten des plasmatischen Maschenwerkes durch Umwandlung eines Teiles der Substanz derselben entstehen“.

Nach allem dürfen wir wohl die Ansicht äußern, daß die zytologischen Vorgänge bei der Wandbildung in den nuklearen Endospermen eine ähnliche Verschiedenheit aufweisen wie die entsprechenden Vorgänge bei der Zellteilung der Mikrosporenmutterzellen. Auffallend ist im allgemeinen die Raschheit, mit der der plasmatische Wandbelag zur Zellbildung übergeht, gleichgiltig, ob diese auf einmal im ganzen Embryosack stattfindet oder von einem Punkte ausgehend sich wellenartig weiter verbreitet. Von einem vollen Verständnis dieser Erscheinung sind wir noch weit entfernt. Von großem Interesse ist in diesem Zusammenhange eine Beobachtungsreihe, über die uns A. MEYER (1917) berichtet und die uns zeigt, daß bei *Galtonia* mit der Zellbildung eine Abnahme der Größe des Nukleolus in den Endospermkernen Hand in Hand geht. Die Messung des Rauminhaltes des Nukleolus ergab nämlich:

in jungen vielkernigen Wandbelägen	52 μ^3
in solchen knapp vor der Zellbildung	101 μ^3
unmittelbar nach der Zellteilung	75 μ^3
kurz vor Beendigung der Zellteilung im	
Endosperm	65 μ^3
in ruhendem Endosperm	56 μ^3 .

„Es zeigt sich also deutlich, daß das Kernkörperweiß vor der Gewebekonstruktion angehäuft, während der Gewebekonstruktion und während des Heranwachsens der Protoplasten nicht mehr in so großer Menge abgelagert wird, vermutlich weil der Verbrauch fortgesetzt ein relativ großer ist.“

Die Art und Weise, wie die Endospermzellen gebildet werden, ist verschieden, je nach der Verteilung des Plasmas und der freien Kerne in der Endospermanlage und je nach dem zeitlichen und örtlichen Auftreten des Beginnes der Zellbildung. Diese Unterschiede hat HEGELMAIER (1885) dazu benützt, eine Einteilung des nuklearen Endosperms der Dikotyledonen zu geben, welche geeignet ist, ein Bild von der hier herrschenden Mannigfaltigkeit zu geben. HEGELMAIER unterscheidet folgende Haupttypen:

1. Allseitig-peripherischer Typus: Das Innere des Embryosackes ist zunächst von einer Plasmaschichte ausgekleidet, in der zahlreiche Kerne liegen. Zwischen diesen werden Wände angelegt. In den so gebildeten Zellen erfolgen Zellteilungen in zentripetaler Folge, bis endlich der ganze Innenraum erfüllt ist.

Dieser Typus ist jedenfalls weit verbreitet. HEGELMAIER nennt: *Adonis*, *Caltha*, *Cotoneaster*, *Archangelica*, *Malva*, *Hibiscus*, *Hippocrepis*, *Coronilla*, *Anthyllis*, *Lotus*, *Chelidonium*, *Glaucium*, *Hypecoum*, *Eschscholtzia*, *Fumaria*. Hierher gehören ferner die Primulaceae nach DAHLGREN (1916) und viele Umbelliferae nach HÅKANSSON (1923), der nur noch die Besonderheit hervorhebt, daß bei diesen das Endospermgewebe auf der Rhapheseite stärker wächst.

2. Peripherisch-simultaner Typus: Im Plasmabelag bilden sich zwischen den Kernen Wände, die sich nach innen verlängern, bis sie in der Mitte zusammentreffen, worauf der Abschluß der Zellen erfolgt. Dann erst treten Zellteilungen auf.

Als Beispiele nennt HEGELMAIER: *Bocconia*, *Scabiosa* und *Euphorbia*. Hierher gehören auch einige der von KIRKWOOD (1904) untersuchten Cucurbitaceae, wie *Lagenaria lagenaria*, *Cucurbita pepo*, *Sicyos angulata*.

3. Einseitig-peripherischer Typus: Aus dem Plasmabelag entsteht eine von dem Mikropyleteil aus vordringende, den Chalazateil mehr oder weniger unberührt lassende periphere Gewebebildung.

Als Beispiele nennt HEGELMAIER: *Cytisus*, *Sarothamnus*, *Baptisia*, *Hedysarum*, *Onobrychis*, *Trigonella*, *Galega*, *Colutea*, *Fagopyrum*, *Polygonum*, *Rumex*. Hierher gehören auch: die von GUIGNARD (1881a) untersuchten Mimosaceae¹⁾, *Phytolacca decandra*¹⁾ (LEWIS 1905), *Neurada procumbens* und *Griehum* sp. (MURBECK 1916), *Pirus communis* (OSTERWALDER 1910), *Corydalis* (TISCHLER 1900) u. a.

4. Endogener Typus: Der Embryosack ist ganz von Zytoplasma erfüllt; im ganzen Innenraum treten gleichzeitig Zellen auf.

Hier kennt HEGELMAIER nur *Eranthis* (vgl. auch DAHLGREN 1924). Andere hierher zu rechnende oder wenigstens dem Typus nahekommende Beispiele sind: *Sweetia longifolia* (JACOBSSON-PALEY 1920 c), *Tricyrtis hirta* (IKEDA 1902), *Vaillantia hispida* (LLOYD 1899, 1902) und vielleicht auch *Vincetoxicum nigrum* (GUIGNARD 1922 a, S. 23).

Die Typen HEGELMAIERS sind vielfach durch Übergänge verbunden, die es in manchen Fällen schwer machen, eine Einreihung vorzunehmen. So kann der peripherisch-simultane Typus mit einseitiger Entstehung von der Mikropylarseite her kombiniert sein, wie bei *Cucurbita* und *Sicyos*. Bei diesen beginnt die Zellbildung an der Mikropyle, aber die zuerst angelegten Wände werden bis zur Mitte verlängert wie beim zweiten Typus, so daß man auch von einem einseitigen simultanen Typus sprechen könnte. Ferner ist zu bemerken, daß der Unterschied zwischen Typus 1 und 2 nicht so tiefgreifend ist, wie es vielleicht beim ersten Anblick scheint. Bei beiden kommt es im Plasmawandbelag zur Bildung von antiklinen Wänden, welche die nach innen offenen Zellen begrenzen.

¹⁾ Bei diesen bleibt das chalazale Ende des Embryosackes dauernd frei von Zellbildung.

Das Wachstum dieser Wände erfolgt zentripetal mit Hilfe eines Phragmoplasten, der die Wandbildung auf der gegen die Vakuole zu gelegenen Seite fortsetzt. Dieser Phragmoplast persistiert sehr lange (vgl. NEMEC 1910, S. 97). Wenn sich die Kerne in diesen nach innen zu offenen Zellen unter Bildung von periklinen Wänden teilen, bevor die primären antiklinen Wände in der Mitte zusammentreffen, liegt der allseitig-peripherische Typus vor, wenn die Teilung erst nachher erfolgt, der peripherisch-simultane. Auch zwischen dem 1. und 4. Typus werden sich Übergänge finden lassen. Der letztere tritt, wie wir sehen, in sehr verschiedener Verwandtschaft auf und dürfte dort zustande kommen, wo der Embryosack sehr klein und daher frei oder fast frei von Safräumen ist.

Die Typen des nuklearen Endosperms, die HEGELMAIER aufgestellt hat, sind zweifellos künstlich und daher systematisch nicht verwendbar. HEGELMAIER selbst betrachtete in seiner Arbeit (1885) seinen allseitig-peripherischen Typus als den ursprünglichsten. In seiner Arbeit (1886) vertritt er einen anderen Standpunkt. Er faßt das Verhalten von *Eranthis*, *Symphoricarpus*, *Lonicera*, *Galium*, *Symphytum* u. a. als simultanen Typus zusammen, dessen Charakteristik er darin erblickt, daß im Plasma, das den Embryosack als dichte oder etwas vakuolisierte Masse erfüllt, und zwar im ganzen Inneren desselben Wände angelegt werden. HEGELMAIER ist nun der Ansicht, daß von einem solchen simultanen Typus die anderen abgeleitet werden müssen. —

Wie schon erwähnt, entstehen bei der Zellbildung im nuklearen Endosperm nicht selten mehrkernige Zellen, deren Kerne auch verschmelzen können. Außer den schon genannten Beispielen seien hier noch angeführt: *Canna indica* (HUMPHREY 1896), *Pirus communis* und *malus* (OSTERWALDER 1910), *Galanthus nivalis* (GUIGNARD 1891b), *Corydalis pumila*, *Colutea arborescens* (NEMEC 1910), *Tilia platyphyllos* (STENAR 1925 b, S. 69), *Primula officinalis* und *Hottonia palustris* (DAHLGREN 1916, S. 36) u. a. Die Mehrkernigkeit der Endospermzellen kommt nicht immer in der Weise zustande, daß mehrere freie Kerne bei der Bildung der primären Wände in eine Zelle eingeschlossen werden, sondern in manchen Fällen dadurch, daß in einkernigen Zellen Kernteilungen ohne darauf folgende Wandbildung stattfinden, so bei *Secale cereale* nach NEMEC (1910, S. 102 ff.). Die Kerne dieser mehrkernigen Zellen können ebenso verschmelzen wie diejenigen der von vorneherein mehrkernig angelegten Endospermzellen. —

Die Zellbildung im nuklearen Endosperm wird in den meisten Fällen soweit durchgeführt, daß der bei den ersten drei Typen HEGELMAIERS vorhandene zentrale Safraum vollständig verschwindet. In seltenen Fällen bleibt jedoch auch im reifen Samen noch in der Mitte ein gewebefreier Hohlraum übrig wie bei gewissen Palmen (vgl. TISCHLER 1900). —

Mit der Bildung der Endospermzellen ist deren Entwicklung noch nicht abgeschlossen. Es sind in dieser Hinsicht verschiedene Möglichkeiten verwirklicht. Das Endosperm kann zu einem mächtigen Dauergewebe werden. Dann füllen sich die anfangs inhaltsarmen Zellen desselben allmählich mit den für die betreffende Verwandtschaft charakteristischen Reservestoffen. Oder das Endospermgewebe wird in seinem inneren Teile von dem heranwachsenden Embryo in geringerem oder

höherem Grade wieder resorbiert. Oft bleibt dann nur eine ganz dünne Schichte des Endosperms erhalten, selten verschwindet dieses gänzlich.

Das Endosperm schließt sich im allgemeinen zu einem Gewebe um den Embryo zusammen, bevor noch dieser sein Wachstum abgeschlossen hat. Damit hängt es wohl zusammen, daß der Embryo sehr häufig von einer Lage von Endospermzellen umgeben ist, welche sich durch ihr Aussehen von dem übrigen Endosperm unterscheiden. Sie sind arm an Zellinhalt und oft erscheinen sie zusammengedrückt. Diese verschieden dicke Zone, die im reifenden Samen sehr oft ganz auffallend hervortritt, wird von verschiedenen Autoren als Nährhof bezeichnet, obwohl es sehr zweifelhaft ist, ob der kugelige oder schon mit Kotyledonen versehene Embryokörper, so ohne weiteres direkt, d. h. ohne Vermittlung des Suspensors aus dem Endosperm seine Nahrungsstoffe beziehen kann. Hier seien auch einige Angaben erwähnt, die BRUYNE (1906) über spätere Endospermstadien von *Phaseolus vulgaris* machte. Nach diesem Autor ist der Embryo hier von einer Lage abgeplatteter Zellen umgeben, die eine schützende Funktion haben sollen. Eine kaum zu haltende Ansicht! Denn erstens ist es ganz unverständlich, vor welchen Einflüssen der heranwachsende Keim in der Samenanlage geschützt werden soll, zweitens besteht die genannte Lage des Endosperms aus toten Zellen, die augenscheinlich beim Wachstum deformiert worden sind. BRUYNE fand auch im unteren Teile des Embryosackes während des Heranwachsens des Embryos eine Vakuole, die aus ebenfalls unzureichenden Gründen als Nährhöhle („cavité nutritive“) bezeichnet wird.

Von den Veränderungen, die sich im übrigen bis zur Samenreife im Endosperm vollziehen, sind wohl in erster Linie diejenigen als besonders bemerkenswert hervorzuheben, welche GOEBEL (1889) bei *Crinum asiaticum* beschrieben hat. Hier wächst das Endosperm mächtig heran, wobei die Gewebe der Samenanlage vollständig zerdrückt und zerstört werden. „Dieses sonderbare Endosperm — sonderbar schon deshalb, weil der Name Endosperm, da es ja nicht innerhalb des Samens ist, gar nicht darauf paßt — zeigt zwei weitere Eigentümlichkeiten: die, daß es in seiner peripherischen Region Chlorophyll bildet, und also wohl auch zur Assimilation befähigt ist, und die, daß sein Dickenwachstum vor allem in der Peripherie vor sich geht... Später bildet das Endosperm an seiner Peripherie Kork.“ Wenn wir von den alten Angaben HOFMEISTERS (1858, S. 58), daß bei der Mehrzahl der Cruciferae und bei *Reseda lutea* das transitorische Endosperm ergrünt, absehen, liegt hier bei *Crinum* der einzige bekannte Fall vor, daß ein Angiospermen-Endosperm wenigstens bis zu einem gewissen Grade sich selbständig ernährt (vgl. jedoch auch SCHLIMBACH 1924).

3. Das zellulare Endosperm

Die zellulare Endospermentwicklung ist dadurch gekennzeichnet, daß schon von dem ersten Teilungsschritt an die Kernteilung von einer Zellteilung begleitet ist. Die Ausbildung der Zellwand vollzieht sich — und zwar soweit bekannt ist, ohne Ausnahme — unter Bildung einer Zellplatte. Charakteristisch ist ferner, daß meistens die bei den ersten Teilungen ausgebildeten Wände in ganz bestimmten, zur Form des Embryosackes in einfachen Beziehungen stehenden Richtungen verlaufen

und im allgemeinen erst in späteren Teilungen mehr oder weniger unregelmäßige Wände gebildet werden. Die Regelmäßigkeit der Wände in jungen Stadien läßt die zellulare Endospermibildung oft auch dann erkennen, wenn die erste Teilung dem Beobachter nicht vorliegt.

Mit dem Auftreten von Wänden hängt es zusammen, daß die Gleichzeitigkeit der Teilungsschritte nicht so lange anhält wie im nuklearen Endosperm. Oft ist sie schon beim zweiten Teilungsschritt nicht mehr vorhanden. Es fällt einem Autor geradezu auf, wenn er in jungen Stadien des zellularen Endospermes synchrone Teilungen konstatiert, wie z. B. DAHLGREN (1920) bei *Ageratum mexicanum*.

Im folgenden sollen nun die zellularen Endosperme hinsichtlich der Richtung, in welcher die ersten Zellteilungen stattfinden, besprochen werden. Die Lage der primären Wand und z. T. auch der folgenden Wände möge der besseren Übersicht wegen als Einteilungsgrund benutzt werden.

a) Die Richtung der primären Wand ist nicht konstant

Daß die primären Wände unregelmäßig verlaufen, kommt verhältnismäßig selten vor. AFZELIUS (1924) fand bei einigen *Senecio*-Arten, daß die erste Endospermteilung zur Ausbildung einer queren, schrägen oder längsgerichteten Wand führt. ASPLUND (1920) beobachtete dasselbe bei den Arten *Centranthus ruber*, *macrostemon*, *Valeriana officinalis*, *Valerianella olitoria* und *Fedia cornucopiae*, während er bei anderen Vertretern der Familie immer die primäre Wand in der Längsrichtung orientiert fand. Er nimmt an, daß bei den *Valerianaceae* zwar die zuerst angelegte Wand eine schwankende Orientierung zeigt, daß aber doch in der Familie eine gewisse Tendenz besteht, die Längsstellung der ersten Wand zu fixieren (Abb. 36, Fig. 4). Vielleicht kann auch bei *Gunnera macrophylla* die erste Wand in verschiedener Richtung verlaufen, was den Widerspruch zwischen ERNST (1908b) und SAMUELS (1912) auf die einfachste Weise erklären würde, wie ASPLUND (1920, S. 50) vermutet. Wahrscheinlich gehört auch *Peperomia* unter die in diesem Zusammenhang zu nennenden Pflanzen. Wohl geben JOHNSON (1900) für *P. pellucida* und FISHER für *P. reflexa* an, daß die erste Wand in der Längsrichtung angelegt werde (vgl. S. 210, Abb. 26, Fig. 9) oder doch annähernd so, wogegen CAMPBELL (1901) eine vertikale, schräge oder sogar quere Stellung beobachtete. Wir müssen ja beachten, daß die erste Entwicklung des zellularen ebenso wie des nuklearen Endosperms sehr rasch vor sich geht und daher dem Beobachter meist nur wenig Material zu Gebote steht, welches die Konstanz oder Variabilität der ersten Teilungsrichtungen zu beurteilen gestattet. Ein weiteres Beispiel für variable Richtung der ersten Teilungswand ist das parthenogenetische *Eupatorium glandulosum*, wo HOLMGREN (1919) die erste Endospermwand entweder in der Längs- oder in der Querrichtung sah.

Viel häufiger als variable Orientierung der ersten Wände des zellularen Endosperms treffen wir die Erscheinung an, daß die Lage der ersten Teilungswände in hohem Maße konstant ist. Für diese Fälle seien im folgenden eine Anzahl Beispiele besprochen, die wir nach der Richtung der primären Wand ordnen.

β) Die primäre Wand in der Längsrichtung orientiert

Das konstante Auftreten der ersten Wand in der Längsrichtung wurde von LAGERBERG (1909) bei *Adoxa moschatellina* festgestellt. Anschließend an den zweiten Teilungsschritt wird in beiden Tochterzellen wieder eine Längswand angelegt, die zur ersten senkrecht steht (*Adoxa*-Form des zellularen Endosperms; vgl. Abb. 36, Fig. 1—3).

Eine längsgestellte primäre Wand ist ferner noch bei einigen Dipsacaceae bekannt, wo sie DOLL (1927) bei *Scabiosa holosericea* fand, während bei *Morina longifolia* die erste Wand quer verläuft. Eine längsgestellte primäre Wand wurde ferner bei einzelnen Compositae gesehen, wobei wir jedoch nicht wissen, ob diese Richtung konstant ist.

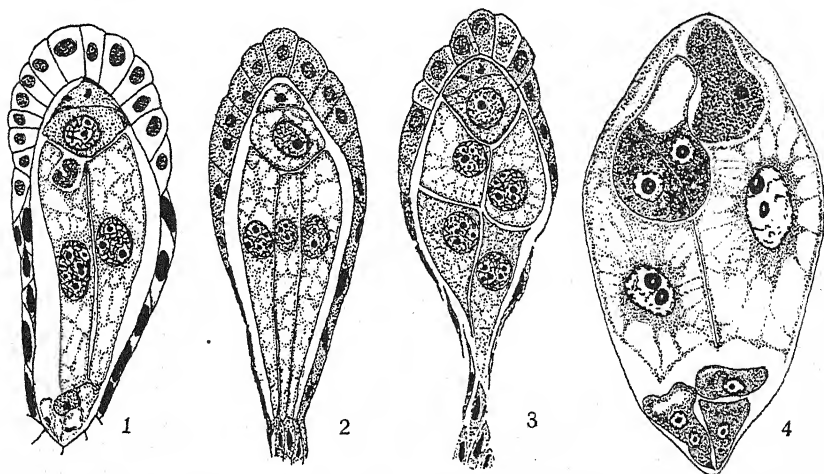


Abb. 36. Fig. 1—3. *Adoxa moschatellina*. Fig. 1. Endosperm zweizellig (in einer der Endospermzellen Rest des Pollenschlauches sichtbar). Fig. 2. Endosperm vierzellig. Fig. 3. Endosperm achtzellig (vier Zellen liegen im Schnitt). — Fig. 4. *Centranthus macrosiphon*, Embryosack mit zweizelligem Embryo und durch eine Längswand geteilter Endospermanlage. — Fig. 1—3 nach LAGERBERG, Fig. 4 nach ASPLUND.

In interessanter Weise modifiziert ist diese Endospermentwicklung bei *Lappula echinata* (SVENSSON 1923 a, 1925, S. 119). Zur Zeit der Befruchtung enthält der Embryosack dieser Pflanze in seinem mikropylaren Teile eine dichte Anhäufung von Zytoplasma, während der untere Teil hauptsächlich von einer mächtigen Vakuole eingenommen wird. Der primäre Endospermkern teilt sich mit quergestellter Spindel und unter Bildung einer Längs- oder einer schräggestellten Wand, die blind endigt, da sie nur bis zur Vakuole reicht. Der nächste Teilungsschritt liefert eine zur ersten senkrecht gestellte Längswand, die ebenfalls bei der Vakuole aufhört, ohne an eine andere Wand Anschluß zu finden. Es entstehen so vier nach unten, d. i. gegen die Chalaza zu, offene Zellen. Die vier Endospermkerne teilen sich weiter; ein Teil der gebildeten Kerne bleibt frei und wandert in die Plasmaschichte, die den unteren Teil der Vakuole umgibt, die anderen teilen sich unter Bildung von Zellen, welche die vier primären Kammern füllen. Diese Art der Endospermbildung ist insoferne von Interesse, als ein Stadium

entsteht, welches im oberen Teile den Eindruck eines zellularen, im unteren den eines nuklearen Endosperms macht. Zur Erklärung dieses Verhaltens zieht SVENSSON trophische Verhältnisse heran. Er kann „sich des Gedankens nicht erwehren, daß die beschleunigte Zellbildung in diesem (nämlich dem mikropylaren) Teile des Embryosackes in Zusammenhang mit der reichlichen Nahrungszufuhr steht“, da die obere zelluläre Endospermartie „gerade vor dem Insertionspunkte des Funikulus liegt“. Zur Klärung dieser Hypothese müßte vor allem festgestellt werden, ob erstens wirklich Nahrungszufuhr den Anlaß zu frühzeitiger Zellbildung liefern kann und zweitens, wie es mit der Durchlässigkeit der in Betracht kommenden Membranen (Innenkutikula!) steht. Vielleicht können aber ganz andere Gesichtspunkte zur Beurteilung herangezogen werden. Augenscheinlich hängt die unvollständige Ausbildung der primären Längswände mit der Verteilung des Zytoplasmas zusammen. Diese Wände können nicht ausgebaut werden, weil sie nicht in den großen Saft Raum der Endospermanlage hineinwachsen können. Je nachdem man sich der einen oder anderen Auffassung anschließt, wird man entweder mit SVENSSON das Verhalten von *Lappula* als einen Übergang zwischen nuklearem und zellularem Endosperm auffassen oder die Auffassung vertreten, daß hier eine durch die Plasmaverteilung bedingte Form des zellularen Endosperms vorliegt, die sich an die *Adoxa*-Form anschließt.

Diese *Lappula*-Form des zellularen Endosperms ist unter den Boraginaceae bei *Lappula echinata*, *Krynitzkya barbiger* und *Asperugo procumbens* von SVENSSON (1925) festgestellt worden. Bei der letztgenannten Pflanze ist die erste Längswand sehr kurz. Es ist wahrscheinlich, daß dieselbe Form der Endospermbildung auch noch bei anderen Vertretern dieser Familie vorkommt und nicht ausgeschlossen, daß zu ihr auch noch ein Teil der Compositae gehört, bei denen DAHLGREN (1924) in der Gegend des Embryos frühzeitige Zellbildung fand, während in dem größeren unteren Teile des Embryosackes freie wandständige Kerne vorkommen. —

Viel häufiger als die Längsstellung der primären Endospermwand ist die Erscheinung, daß bei der ersten Teilung des primären Endospermkernes die Teilungsspindel in der Längsrichtung verläuft und daher die erste Wand quer gerichtet ist. Die Stellung dieser Wand ist meistens annähernd konstant und von dem Ort abhängig, den der sich teilende primäre Endospermkern einnimmt. Die darauffolgenden Teilungen können in verschiedener Richtung verlaufen und daraus ergeben sich verschiedene Formen der ersten Endospermentwicklung.

γ) Die erste Wand quer gestellt; in den beiden primären Tochterzellen oder einer derselben werden Längswände gebildet

Diese Teilungsfolge mag hier als die *Scutellaria*-Form des zellularen Endosperms bezeichnet werden (vgl. Abb. 37, Fig. 5, 6). Sie wurde beobachtet bei *Scutellaria galericulata* (SCHNARF 1917a), *Scrophularia nodosa* (SCHMID 1906), *S. marylandica* (SCHERTZ 1919), *Digitalis purpurea* (SCHMID 1906), *Verbascum montanum*, *nigrum* (SCHMID 1906, HÅKANSSON 1926), *V. Blattaria* (HÅKANSSON 1926), *Celsia cretica*, *pontica* (HÅKANSSON 1926), *Voyria coerulea*, *Voyriella parviflora* (OEHLER 1927), *Hippuris vulgaris* (wenigstens manchmal; JUEL 1911), *Centran-*

thus macrosiphon, *Valerianella rimosa*, *Fedia cornucopiae* (manchmal; ASPLUND 1920).

Diese Längsteilungen gehen in der Weise vor sich, daß sowohl in der oberen als auch in der unteren Tochterzelle Zellplatten gebildet werden; das Wachstum derselben wird durch lange ausdauernde Phragmoplasten im allgemeinen so lange fortgesetzt, bis sie Anschluß an andere Zellwände finden (vgl. Abb. 37, Fig. 5).

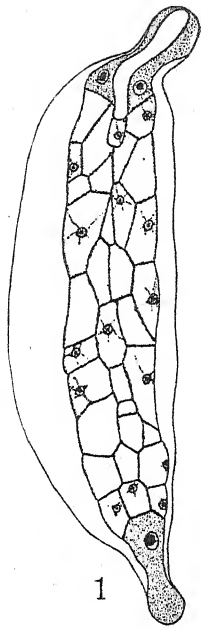
Zum Teil in denselben Formenkreisen, in denen die *Scutellaria*-Form des zellularen Endosperms auftritt, findet sich der Fall, daß nur die mikropylare der beiden Tochterzellen beim zweiten Teilungsschritt durch eine Längswand geteilt wird, die chalazale erfährt keine Zellteilung; sie nimmt meist das Aussehen eines Haustoriums an und in ihr wird meist nur der Zellkern ein einziges Mal geteilt. Diese *Brunella*-Form des zelligen Endosperms ist unter den Labiatae und unter den Scrophulariaceae verbreitet. Unter den ersteren wurde sie beobachtet bei *Brunella vulgaris*, *Satureja vulgaris*, *Thymus ovatus*, *Salvia glutinosa* (SCHNARF 1917a), unter den letzteren bei *Veronica agrestis*, *hederaefolia*, (wahrscheinlich auch) *triphyllos*, *persica*, *arvensis* (MEUNIER 1897) und zahlreichen *Veronica*-Arten (GSCHIEDLE 1925). Außerdem wurde sie bei der Gesneriacee *Corytholoma cyclophyllum* festgestellt (V. LAURENT 1925)¹⁾. Über die Teilungen, die beim dritten und den folgenden Teilungsschritten stattfinden, sind wir nur teilweise unterrichtet. Meistens wird in den beiden oberen, durch die Längswand geschiedenen Zellen eine Querwand gebildet, so bei *Veronica*-Arten nach GSCHIEDLE, bei *Corytholoma* nach V. LAURENT und den Labiatae nach SCHNARF.

An dieses Verhalten von *Brunella* schließt sich auch dasjenige, bei welchem in der chalazalen Kammer nicht nur die Zellbildung, sondern auch die Kernteilung unterbleibt. Während bei *Brunella* und den anderen genannten Fällen die chalazale Kammer zu einem großen Haustorium wird, bleibt sie bei *Galeopsis*-Arten nach SCHNARF (1917a) klein, geht bald zugrunde und ihr Kern teilt sich in der Regel nicht. Das chalazale

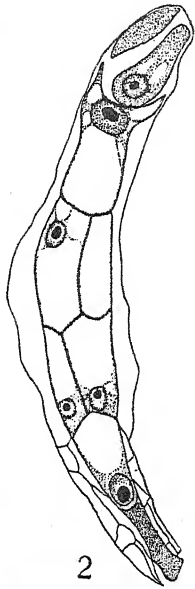
¹⁾ Bei *Haberlea rhodopensis* fand GLIŠIČ (1927) ein intermediäres Verhalten zwischen der *Scutellaria*- und *Brunella*-Form, indem hier in der unteren Kammer entweder nur eine Kernteilung ohne Wandbildung erfolgt oder zwei durch eine Längswand geschiedene Zellen entstehen. Außerdem wurden bisweilen mehr als zwei Zellen in der chalazalen Gegend des Endosperms gesehen und vereinzelt fand sich auch eine dreikernige Zelle.

Erklärung zu nebenstehender Abbildung.

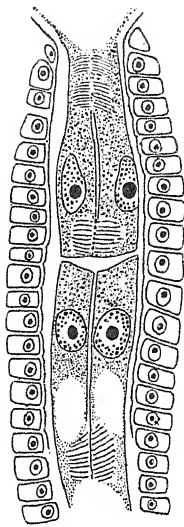
Abb. 37. Fig. 1. *Empetrum nigrum*, Endospermstadium, in welchem bereits die beiden terminalen Haustorien angelegt sind; Eizelle in das Endosperm hineinwachsend. — Fig. 2. *Epacris impressa*, sechszelliges Endosperm. — Fig. 3. *Andromeda polifolia*, Endosperm mit beginnender Differenzierung der beiden terminalen Haustorien. — Fig. 4. *Empetrum nigrum*, mikropylares Endospermhaustorium in einem fast reifen Samen; Bildung von Zellulosebalken. — Fig. 5 und 6. *Scutellaria galericulata*. Fig. 5. Vierzelliges Endosperm, von der Mantelschicht umhüllt. Fig. 6. Späteres Stadium (e = Eizelle, a = Antipoden). — Fig. 7 und 8. *Stachys silvatica*. Fig. 7. Oben mächtiges mikropylares Endospermhaustorium mit zahlreichen freien Kernen, darunter Endospermzellen, zu unterst schlauchförmiges, zweikerniges chalazales Haustorium (ch). Fig. 8. Späteres Stadium, in welchem das chalazale Haustorium leer ist. — Fig. 1–4 nach SAMUELSSON, Fig. 5–8 nach SCHNARF. — Vergr.: Fig. 1 140 fach, Fig. 2 380 fach, Fig. 3 120 fach, Fig. 4 215 fach, Fig. 5 700 fach, Fig. 6 670 fach, Fig. 7 und 8 100 fach.



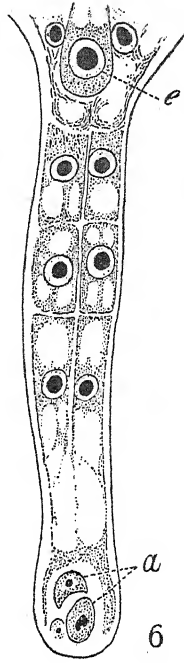
1



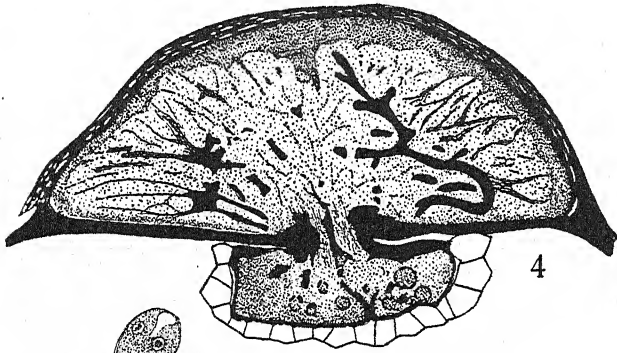
2



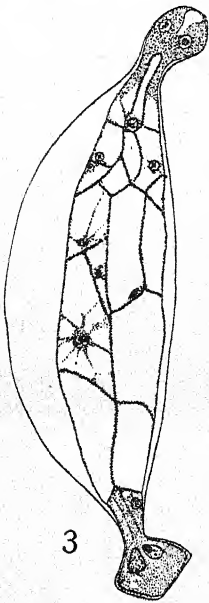
5



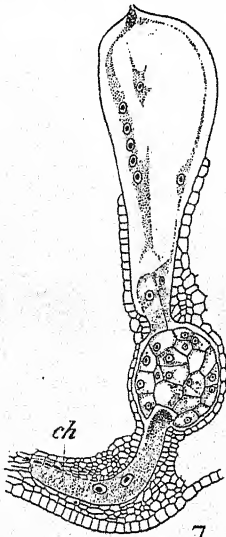
6



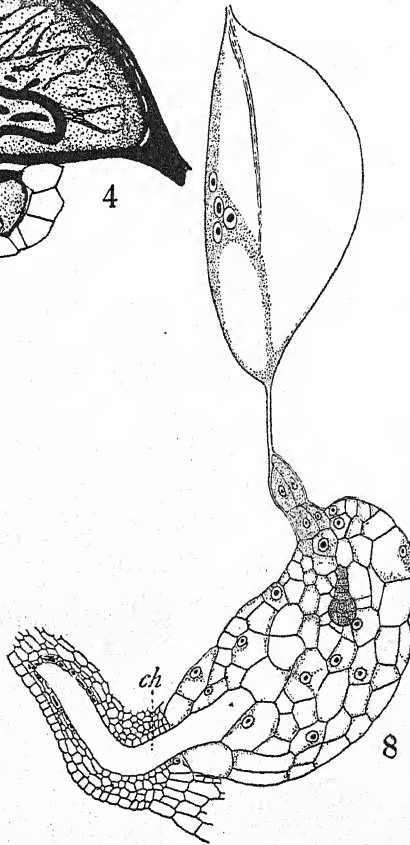
4



3



7



8

Haustorium ist hier unterdrückt. Die mikropylare Kammer dagegen teilt sich wie bei *Brunella* durch eine Längswand.

Hier kann auch die von ERNST (1914) genauer beschriebene Endospermentwicklung von *Balanophora* genannt werden, die jedoch hier nur von dem oberen Polkerne ausgeht. Dieser teilt sich unter Bildung einer Querwand. Die untere Kammer („Basalzelle“) ist zweikernig, entweder dadurch, daß sich der primäre Kern derselben teilt oder dadurch, daß der untere Polkern zu ihm wandert. In der oberen Zelle tritt zunächst eine Längswand auf, dann werden Querwände gebildet.

δ) Die erste Wand quer gestellt; die beiden primären Tochterzellen oder mindestens eine derselben durch eine Querwand geteilt.

Wir gehen jetzt zu denjenigen Fällen über, bei welchen zwar ebenso wie in den zuletzt besprochenen Beispielen nach der ersten Teilung eine Querwand gebildet wird, wo aber beim zweiten Teilungsschritt ebenfalls Querwände entstehen. Auch hier können wir zwei Untergruppen unterscheiden, indem sich die beiden Kammern entweder gleich verhalten oder Differenzierung zeigen.

Daß sich die mikropylare und die chalazale Kammer gleich verhalten, zeigen vor allem die von verschiedenen Forschern, insbesondere von SAMUELSSON (1913) untersuchten Pirolaceae, Ericaceae und Epacridaceae, da bei diesen meist gleichzeitig beide Kammern durch eine Querwand geteilt werden. In der Regel werden so vier übereinanderliegende Endospermzellen gebildet (nur bei *Ledum* sah SAMUELSSON fünf), bevor Längs- oder auch schräge Wände in den einzelnen Stockwerken entstehen. In diesem Verwandtschaftskreise treten haustorielle Endospermdifferenzierungen erst spät und an beiden Enden in ähnlicher Weise auf (vgl. Abb. 37, Fig. 1—3).

In gleicher Weise werden auch bei *Ilex aquifolium* (SCHÜRHOFF 1921a) durch zwei Teilungsschritte vier übereinanderliegende Zellen gebildet und ebenso bei *Acicarpia tribuloides* (DAHLGREN 1915a), worauf in den vier Zellen Längswände angelegt werden. Ebenso dürfte sich *Datura laevis* nach GUIGNARD (1902a, S. 165, Fig. 45) verhalten.

Dieser Art der Endospermbildung, die wir als die Ericaceenform des zellularen Endosperms bezeichnen können, schließt sich eine andere an, bei der mehr als vier übereinanderliegende Zellen durch die ersten Teilungsschritte gebildet werden. Diese Form ist, wie es scheint, bei den Anonaceae vertreten, z. B. bei *Anona Cherimolia* (NICOLOSIRONCATI 1903, 1905), *Uvaria Lowii* (VOIGT 1888), *Asimina triloba*. Bei letzterer Pflanze bildet sich nach HERMS (1907) sogar eine Reihe von zwölf linear geordneten Zellen und dann wird erst in der untersten Zelle eine Längswand angelegt. Ferner gehören hierher die Angaben von HOFMEISTER (1858, 1859) über *Aristolochia* und *Asarum*, für letzteres auch durch JACOBSSON-STIASNY (1918, Tafel II, Fig. 6) bestätigt. Andere Beispiele sind: *Hedyosmium* (EDWARDS 1920), *Sarracenia purpurea* (SHREVE 1906), *Campanula patula* und *Muschia Wollastonii* (SAMUELSSON 1913, S. 139 und 143), *Specularia speculum* (HEGELMAIER 1886, S. 565 und 567), *Phacelia congesta*, *viscida*, *divaricata*, *fimbriata*, *Whitlavia*, *grandiflora* und *Romanzoffia sitchensis* (SVENSSON 1925; vgl. auch Abb. 39, Fig. 5).

Von den letztgenannten bilden in späteren Stadien *Phacelia viscida* und *divaricata* ein einkerniges chalazales Endospermhaustorium aus. Hier mögen die Endosperme, bei welchen durch die ersten Teilungsschritte mehr als vier übereinanderliegende Zellen gebildet werden, als *Anona*-Form des zellularen Endosperms bezeichnet werden. Bei dieser Form können auch zum Teil die jungen Endosperme der *Menyanthaceae* untergebracht werden. Denn nach STOLT (1921) treten bei *Villarsia reniformis* acht linear geordnete Endospermzellen auf, während bei *Menyanthes trifoliata* schon im vierzelligen Stadium Zellteilung unter Bildung von Längswänden stattfindet. Ausnahmsweise ist bei letzterer Art die erste Wand schräg gestellt.

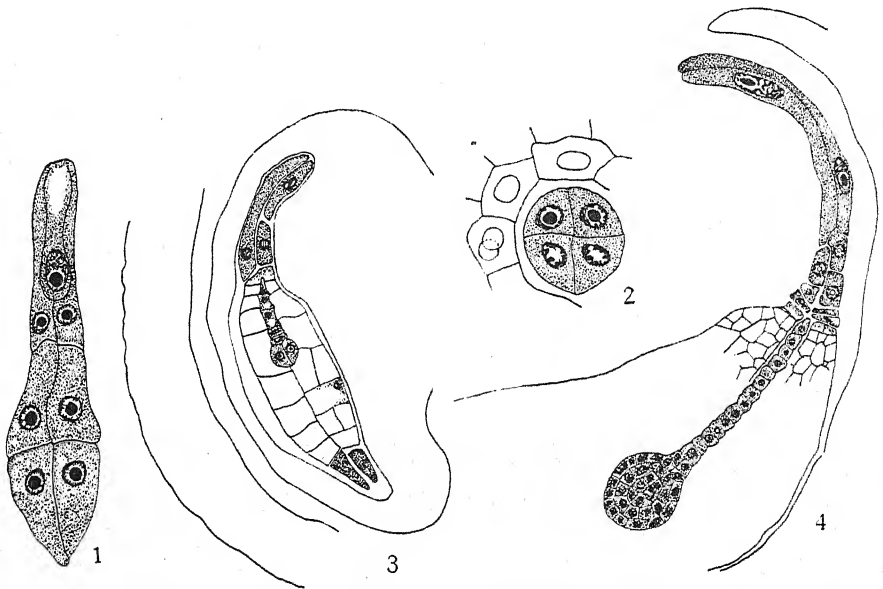


Abb. 38. Endosperm- und Haustorienbildung von *Callitriche*. — Fig. 1. Embryosack mit jungem, zwölfzelligem Endosperm; Eizelle stark verlängert. — Fig. 2. Querschnitt durch ein Endosperm desselben Stadiums. — Fig. 3. Differenzierung des mikropylaren und des chalazalen Haustoriums. — Fig. 4. Mikropylarhaustorium und Embryo stärker entwickelt. Nach JÖRGENSEN. — Vergr. Fig. 1. 310 fach, Fig. 2 350 fach, Fig. 3, 4 170 fach.

Als eigene Form des zellularen Endosperms kann das Verhalten von *Callitriche* betrachtet werden. Hier entstehen nach JÖRGENSEN (1923) zuerst durch zwei Querwände, deren Reihenfolge nicht ganz feststeht, drei übereinanderliegende Kammern, von denen die mittlere die Hauptmasse des Endosperms bildet. Darauf entstehen durch rechtwinkelig gestellte Längswände vier Zellen. Die darauf folgenden Teilungen lassen keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Es wird später ein aus vier Zellen bestehendes chalazales und ein mächtiges mikropylares Haustorium gebildet. Vgl. Abb. 38.

Bei den bisher besprochenen Fällen zeigt die primäre mikropylare und die primäre chalazale Zelle im wesentlichen gleiches Verhalten. Die Endosperm Bildung von *Viscum album*, bei welchem die chalazale Zelle entweder ungeteilt bleibt oder nur einige wenige Teilungen erfährt, während

die obere Zelle zunächst durch Querwände und dann in verschiedenen Richtungen geteilt wird (vgl. HOFMEISTER 1859, PISEK 1923), bildet den Übergang zu denjenigen Fällen, in denen der ersten Teilung durch eine Querwand eine ausgeprägte Differenzierung der Tochterzellen folgt.

Das merkwürdigste Verhalten in dieser Art hat wohl STRASBURGER (1902) bei *Ceratophyllum submersum* beschrieben. Von den beiden primären Kammern teilt sich nur die mikropylare durch eine Querwand in zwei annähernd gleich große Zellen; von diesen wird die mikropylare wieder durch eine Querwand in zwei Zellen geteilt usw., so daß eine Reihe von übereinanderliegenden Zellen entsteht, deren Höhe von der Chalaza zur Mikropyle in geometrischer Progression abnimmt, wenn nicht durch Wachstumsvorgänge das Gesetz etwas verwischt würde. Auf diese Weise entsteht in der Gegend des Embryos ein kleinzelliges Endospermgewebe, welches gegen die Chalaza in immer größere und auch inhaltsärmere Zellen übergeht.

Viel häufiger als diese *Ceratophyllum*-Form des zellularen Endosperms tritt der Fall auf, daß sich die chalazale primäre Zelle nicht mehr teilt, während in der oberen eine Querwand gebildet wird, ohne daß sich jedoch die beiden oberen weiterhin so verhalten wie bei *Ceratophyllum*. Hier gibt es wieder eine Anzahl Modifikationen, die am besten an Hand einiger Beispiele besprochen werden.

Hierher ist das Verhalten zu zählen, das CAMPBELL (1905) bei *Anthurium violaceum* var. *leucocarpum* beschreibt. Die erste Teilung des primären Endospermkernes hat die Bildung einer Querwand zur Folge, die tief unten in der Antipodialregion entsteht. In der kleinen unteren Kammer entstehen durch Längswände gewöhnlich vier Zellen, welche sich von den übrigen deutlich unterscheiden und für Antipoden gehalten würden, wenn nicht ihre Entstehung bekannt wäre. In der großen oberen Kammer entstehen beim nächsten Teilungsschritt wieder zwei durch eine Querwand getrennte Zellen, die wieder quergeteilt werden. Ähnlich verhalten sich auch *Aglaonema commutatum* und *Spathicarpa sagittaeifolia*.

Bei *Thesium* wird nach GUIGNARD (1885b), die primäre chalazale Zelle zu einem mächtigen schlauchförmigen, einkernig bleibenden Haustorium (vgl. S. 128, Abb. 14, Fig. 4), während in der oberen Zelle zunächst eine Querwand und dann in den beiden so gebildeten Zellen Längswände entstehen. Zu einer haustoriellen Differenzierung innerhalb des Bereiches der oberen Kammer kommt es nicht. Ähnlich verhalten sich *Antirrhinum* (SCHMID 1906) und *Linaria* (SCHMID 1906, Cook 1924a).

Sehr häufig tritt nach dem zweiten Teilungsschritt, der nur die mikropylare Kammer teilt, in diesen so entstehenden zwei Zellen wieder eine Differenzierung auf. Die obere bildet ein mikropylares Endospermhaustorium aus. Die darunter befindliche liefert den eigentlichen Zellkörper des Endosperms; die chalazale bleibt ungeteilt, wird zu einem Haustorium, das oft zwei mächtige hypertrophierte Zellkerne enthält, bisweilen aber auch einkernig bleibt und oft auch noch eine besondere Differenzierung durch Ausbildung eines „lateralen Astes“ erfährt. Ein typisches Beispiel für diese Endospermbildung, die dazu führt, daß zunächst drei übereinander liegende Zellen entstehen, von denen die Mittelzelle den eigentlichen Zellkörper bildet, der den Embryo aufnimmt,

während die beiden Endzellen zu Haustorien werden, bildet *Nemophila insignis* (vgl. Abb. 39, Fig. 1—4) und einige andere Hydrophyllaceae. Hierher gehören ferner eine Anzahl Scrophulariaceae der Gattungen *Alectorolophus*, *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Pedicularis* (SCHMID 1906, WURDINGER 1910), dann *Utricularia vulgaris* (WYLIE und YOCOM 1923), *Klugia zeylanica* (SCHNARF 1922), *Ramondia* (GLIŠIČ 1924), *Stachys silvatica* (SCHNARF 1917), *Verbena officinalis*. Hierzu ist allerdings zu bemerken, daß nicht in allen diesen Fällen die Reihenfolge, in der die genannten drei primären Zellen entstehen, unbedingt feststeht. Zum Teil muß sich z. B. SCHMID bei den von ihm untersuchten Arten darauf beschränken, anzugeben, daß durch die beiden ersten Teilungsschritte

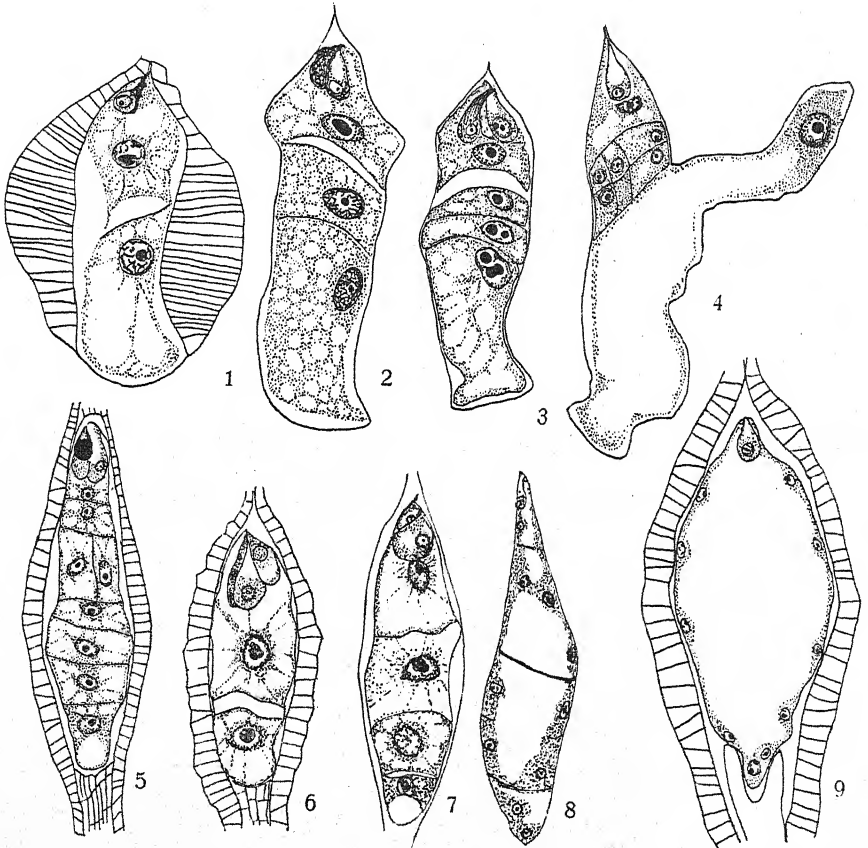


Abb. 39. Endospermentwicklung bei den Hydrophyllaceae. Fig. 1—4. *Nemophila insignis*. Fig. 1. Zweizelliges Endosperm, von der Mantelschichte umgeben. Fig. 2. Die primäre mikropylare Endospermzelle durch eine Querwand geteilt. Fig. 3. Die Mittelzelle des vorhergehenden Stadiums geteilt. Fig. 4. Die terminalen Zellen des dreizelligen Stadiums zu Haustorien entwickelt. — Fig. 5. *Phacelia congesta*, Endospermstadium, welches aus einer Anzahl übereinanderliegender Zellen besteht; in einer dieser Zellen ist eine Längswand gebildet worden. — Fig. 6—8. *Phacelia Parryi*. Fig. 6. Zweizelliges Endosperm. Fig. 7. Vierzelliges Endosperm. Fig. 8. Freie Kernteilung in den primären Endospermzellen. — Fig. 9. *Phacelia tanacetifolia*, nukleare Endospermbildung. — Nach SVENSSON. — Vergr.: Fig. 1, 4 185 fach, Fig. 2, 3 305 fach, Fig. 5, 8 160 fach, Fig. 6, 7 360 fach, Fig. 9 65 fach.

drei übereinander liegende Zellen entstehen, ohne sagen zu können, welche der beiden sie trennenden Wände die ältere oder die jüngere sei. Aber durch den Vergleich mit verwandten Gattungen, bei denen die primäre chalazale Zelle ungeteilt bleibt, während die primäre mikropylare durch eine Längswand geteilt wird, ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß auch bei den hier in Betracht kommenden Arten durch die erste Querwandbildung im Embryosack eine sich nicht mehr teilende basale Zelle abgetrennt werde. Vgl. diesbezüglich SCHNARF (1917a, 1917b).

e) Die erste Wand schräg gestellt

Diese Stellung der ersten Wand ist, sehen wir von anscheinend abnormen Fällen ab, deren einen z. B. SVENSSON (1925, S. 50) erwähnt, außerordentlich selten. Bei *Myosotis arvensis* teilt nach SVENSSON (1925) die erste Wand den Embryosack so, daß zwei Zellen entstehen, von denen die innere, d. h. dem Funikulus zu gelegene, kleiner ist als die äußere. Der nächste Teilungsschritt erzeugt in beiden Zellen gewöhnlich Längswände, die zur ersten senkrecht stehen, und dann entstehen bei der nächsten Teilung Querwände. Nach dem achtzelligen Stadium verlaufen die Teilungen weniger regelmäßig und die Zellen sind im mikropylaren Teile des Embryosackes kleiner und zahlreicher als im chalazalen, ein später wieder schwindender Unterschied. —

Die bisher besprochenen unterschiedlichen Formen des zellularen Endosperms zeigen vielfach gewisse Eigentümlichkeiten, die im Zusammenhang einerseits mit der einseitigen Nahrungszufuhr, andererseits mit der Verteilung des Zytoplasmas verstanden werden können. Was zunächst die Zufuhr der Nährstoffe zum Embryosacke oder dem Endosperm betrifft, müssen wir uns vor Augen halten, daß diese in erster Linie durch die Kutikularverhältnisse beeinflusst wird. Wenn die Innenkutikula so erhalten bleibt, wie sie bei der Entwicklung der Samenanlage entsteht, kann die Ernährung des Embryosackes nur durch die chalazale Öffnung der Innenkutikula erfolgen. Damit hängt es zusammen, daß gerade diese Stelle hinsichtlich der Ernährung begünstigt ist und hier oft haustorielle Bildungen entstehen.

Eine zweite Stelle, wo in vielen Fällen haustorielle Bildungen oder wenigstens deren Vorstufen, nämlich große Zellen mit hypertrophierten Kernen und herabgesetzter Teilungsfähigkeit entstehen, ist der mikropylare Teil des Embryosackes. Daß in dieser Gegend eine sekundäre Unterbrechung der Innenkutikula erfolgt, ist durch die Untersuchungen VAN WISSELIINGHS (1918—1924) für die Ericaceae sicher nachgewiesen, aber ohne Zweifel auch für zahlreiche Vertreter der Scrophulariaceae, Labiatae, Hydrophyllaceae, Heliotropiaceae u. a. anzunehmen. Bei diesen Pflanzen finden wir eine Gliederung des Embryosackes in einen unteren, zylindrischen Teil, der von der Mantelschichte umgeben ist, die dem Integument angehört, und einen mikropylaren, erweiterten Abschnitt, dessen Umgrenzung zeigt, daß keine die seitliche Ausdehnung hemmende Innenkutikula vorhanden ist. Diese ist hier resorbiert worden. Unter solchen Verhältnissen ist natürlich auch eine Nahrungszufuhr durch das Integument zum mikropylaren Ende des

Embryosackes und daher das Auftreten von haustoriellen Bildungen an dieser Stelle möglich. Von diesem, hier erläuterten Standpunkt aus erscheint es daher verständlich, daß z. B. bei *Brunella*, *Stachys*, *Ceratophyllum* und anderen im früheren erwähnten Fällen die primäre chalazale Zelle, unmittelbar unter dem Einflusse der zugeführten Nährstoffe stehend, hypertrophiert und in Zusammenhang damit auch ihre Teilungsfähigkeit einbüßt, und daß ferner auch oft eine mikropylar gelegene Endospermzelle ein ähnliches Verhalten zeigt.

Ein zweiter Umstand, der gewisse Formen des zellularen Endosperms verständlich macht, ist die Verteilung des Zytoplasmas im Embryosack und diese hängt bis zu einem gewissen Grade von dem Wachstum des letzteren ab. Starkes Wachstum bedingt die Ausbildung mächtiger Safräume und in einem sich stark vergrößernden Embryosack finden wir daher immer das Zytoplasma in der Endospermanlage in Form eines Wandbelages ausgebildet, welcher einen mächtigen zentralen Saft-raum umgibt. Wenn nun in einem Embryosacke infolge solchen starken Wachstums eine große zentrale Vakuole ausgebildet ist, muß unter Umständen die bei der Endospermentwicklung eintretende Zellbildung gewisse Modifikationen erfahren. Als ein lehrreiches Beispiel haben wir in dieser Hinsicht das Verhalten von *Lappula* kennen gelernt, wo nur in dem Embryosackplasma in der Nähe des Eiapparates eine zellulare Endospermentwicklung stattfindet. In demselben Sinne können wir auch die Endospermentwicklung auffassen, die SVENSSON (1925) bei *Phacelia Parryi* fand. Die beiden ersten Teilungsschritte führen hier (vgl. Abb. 39, Fig. 6—8) zur Ausbildung von drei oder vier übereinander liegenden, durch Querwände geschiedenen Zellen. Gerade in diesem Stadium scheint ein starkes Wachstum des ganzen Embryosackes in die Länge und Breite eine Vergrößerung dieser Endospermzellen zu bedingen, so daß in diesen das Zytoplasma auf eine periphere Lage beschränkt und das Innere von Zellsaft eingenommen wird. SVENSSON fand nun, daß sich diese primären Endospermzellen weiterhin so verhalten wie Embryosäcke, in denen nukleare Endospermbildung stattfindet. Erst nach einer Anzahl bloßer Kernteilungen kommt es zur Zellbildung. Für die Richtigkeit der hier niedergelegten Auffassung spricht vor allem die Beobachtung SVENSSONS, daß zwischen den sich teilenden freien Kernen Zellplatten angelegt werden, die aber nicht zur Ausbildung dauernder Wände führen.

Wenn aber diese Auffassung für das Endosperm anerkannt wird, entsteht natürlich die Frage, ob nicht durch Wachstum des Embryosackes, das unmittelbar nach der Befruchtung einsetzt, eine Verteilung des Zytoplasmas zustande kommen kann, die auch schon die Wandbildung nach dem ersten und zweiten Endospermtteilungsschritte verhindert, d. h. daß von vornherein nukleares Endosperm entsteht. Dieser ist nun tatsächlich bei anderen Hydrophyllaceae und zwar gerade bei *Phacelia*-Arten verwirklicht, nämlich bei *Phacelia tanacetifolia* und *malvifolia*, wie SVENSSON festgestellt hat (vgl. Abb. 39, Fig. 9). Allerdings hat dieser Autor eine ganz andere Auffassung über das Verhältnis der verschiedenen Endospermbildungsweisen der Hydrophyllaceae. Er hält nämlich das nuklear entstehende Endosperm von *Phacelia tanacetifolia* für primitiv, das typisch zelluläre von *Phacelia congesta* (vgl. Abb. 39, Fig. 5) für abgeleitet und das Verhalten von *Phacelia Parryi* ist ihm ein Übergangstypus.

Wenn hier die Ansicht ausgesprochen wird, daß bei den Hydrophyllaceae — und ähnliches gilt auch für die Compositae, bei welchen ebenfalls zelluläre und nukleare Endospermentwicklung nachgewiesen ist — eine Entstehung des nuklearen Endosperms aus dem zellulären stattgefunden hat, so soll damit nicht gesagt sein, daß das letztere im allgemeinen als das primitivere, das erstere als abgeleitet zu gelten hat. Hier soll nur die Ansicht ausgesprochen werden, daß in bestimmten Verwandtschaftskreisen ein Übergang in diesem Sinne stattfindet. Die schwierige Frage, ob wir diesen Übergang im allgemeinen annehmen dürfen, soll später im Anschluß an den speziellen Teil des Kapitels über das Endosperm erörtert werden.

4. Die helobiale Endospermentwicklung

Diese Art der Endospermbildung nimmt eine Zwischenstellung zwischen der nuklearen und der zellulären ein. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß der erste Endospermtteilungsschritt den Embryosack durch eine meist quergestellte Wand in eine größere, mikropylare und eine kleinere, meist die Antipodialgegend des Embryosackes enthaltende Zelle teilt, daß in jener bis auf weiteres nur Kernteilungen vor sich gehen, wogegen in dieser entweder eine Anzahl von Zellen gebildet wird oder nur Kernteilungen stattfinden oder auch diese unterbleiben. Für diese kleinere primäre Zelle steht der Name Basalzelle in Gebrauch; die aus ihr hervorgehende mehrkernige Zelle oder Zellgruppe heißt basales Endosperm im Gegensatz zu dem aus der primären mikropylaren Zelle hervorgehenden zentralen Endosperm (JUEL 1907).

Diese Abgrenzung des Begriffes helobiales Endosperm wurde so gezogen, daß auch einige in der neuesten Zeit beschriebene Fälle in ihm untergebracht werden können, wo sich die Basalzelle nicht an die Antipodialregion anschließt. Das typische und in der größten Zahl der Fälle auftretende Verhalten besteht jedoch darin, daß die erste Wand quer den Embryosack teilt und daher die Antipoden oder deren Degenerat an die Basalzelle grenzen.

Für zahlreiche diesem Endospermtypus angehörende Pflanzen ist sichergestellt, daß sich der primäre Endospermkern in der Nähe des Antipodialendes des Embryosackes einstellt, also an demjenigen Ort, wo die primäre Teilungswand entsteht. Soweit bekannt, wird diese durch eine Zellplatte in der Telophase des ersten Teilungsschrittes angelegt. Hinsichtlich der Abgrenzung, die zwischen den beiden primären Zellen gebildet wird, unterscheidet PALM (1915, S. 13) zwei Hauptformen des helobialen Endosperms, je nachdem eine wirkliche Zellwand zwischen den Tochterkernen angelegt wird oder nur eine plasmatische Abgrenzung (Hautschicht) durchgeführt wird. PALM selbst ist der Ansicht, daß durch diese Unterscheidung keine grundsätzliche Verschiedenheit aufgezeigt wird, wie schon aus den vorliegenden Befunden in der Reihe der Helobiae hervorgeht. Denn bei *Sagittaria variabilis* (SCHAFFNER 1897a), *Alisma plantago* (SCHAFFNER 1896), *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913; vgl. auch Abb. 40, Fig. 1), *Potamogeton lucens* (COOK 1908), *Ruppia maritima* (MURBECK 1902b), wird die Ausbildung einer Zellwand beschrieben, während bei *Potamogeton natans* (HOLFERTY 1901), *Elodea canadensis* (WYLIE 1904), *Ottelia lancifolia* (PALM 1915) nur eine Hautschicht beobachtet wurde.

Im folgenden soll nun die helobiale Endospermentwicklung an Hand einiger Beispiele näher besprochen werden. Bei *Saxifraga granulata* (JUEL 1907) erfolgt die Abgrenzung zwischen den beiden primären Endospermzellen so wie bei den zuletzt genannten Vertretern der

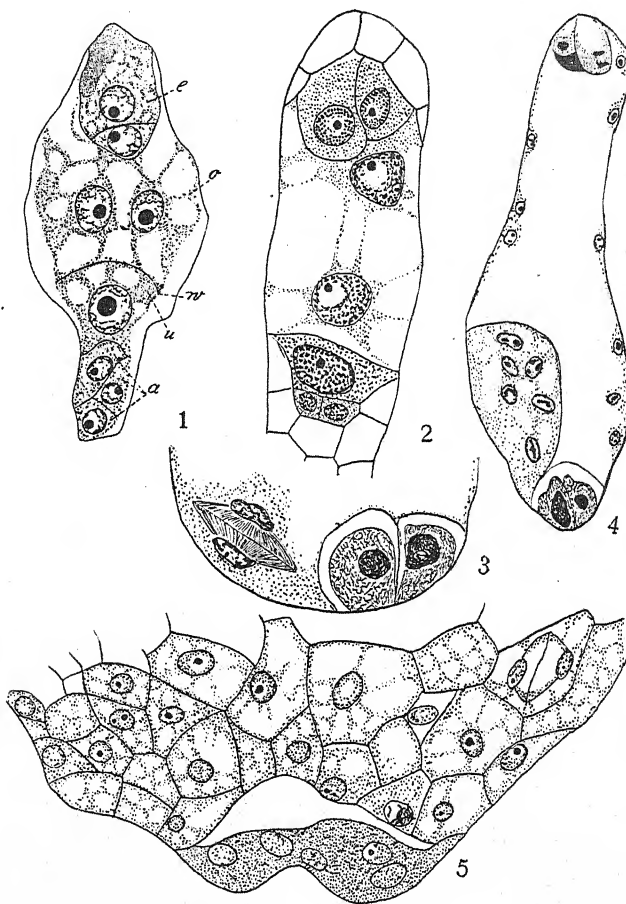


Abb. 40. Helobiale Endospermbildung. — Fig. 1. *Butomus umbellatus* (e = Embryo, o = zweikernige obere, u = untere Endospermzelle, w = die dazwischenliegende Wand, a = Antipoden). — Fig. 2. *Burmannia candida*, basale Endospermzelle mit einem, die obere mit zwei Kernen. — Fig. 3, 4. *Ixolirion montanum*. Fig. 3. Teilung des primären Endospermkernes. Fig. 4. Späteres Stadium mit vielkerniger basaler Zelle, die seitlich vom Antipodialapparat liegt. — Fig. 5. *Hypoxis decumbens*, unterer Teil des Endosperms aus einem reifen Samen; die mehrkernige basale Endospermzelle ist noch erhalten. — Fig. 1 nach HOLMGREN, Fig. 2 nach ERNST und BERNARD, Fig. 3—5 nach STENAR.

Vergr.: Fig. 2 435 fach, Fig. 3 125 fach, Fig. 4 105 fach, Fig. 5 240 fach.

Helobiae durch eine Plasmahaut, die auch während der folgenden Entwicklung als eine scharfe Grenze zwischen dem zentralen und basalen Endosperm erhalten bleibt. Bei dieser Pflanze zeigt die basale Endospermzelle eine starke zelluläre Weiterentwicklung, indem zunächst vier in einer Ebene liegende Zellen gebildet werden. Jede derselben teilt

sich weiter, so daß eine achtzellige linsenförmige Scheibe entsteht, deren Kerne hypertrophische Ausbildung erfahren. Unterdessen hat sich das zentrale Endosperm weiter entwickelt; es werden etwa dreißig wandständige Kerne gebildet, bis zwischen ihnen in derselben Weise Wände angelegt werden, wie es gewöhnlich in nuklearen Endospermen geschieht.

Eine noch mächtigere Entwicklung des basalen Endosperms tritt nach BRENNER (1922) bei *Luzula*-Arten auf, jedoch kommt es hier nicht zur sofortigen Zellbildung. In dem wandständigen Zytoplasma der Basalzelle entstehen freie Kerne und dann erst werden so wie im zentralen Endosperm Zellen gebildet. Wir sehen also hier einen Entwicklungsgang, der gar nicht so sehr von dem bei *Phacelia Parryi* geschilderten (vgl. S. 347) verschieden ist. Während bei dieser Hydrophyllacee der nukleare Zustand nach der Bildung von drei oder vier übereinanderliegenden primären Endospermzellen eintritt, tritt er hier schon nach der Bildung zweier Endospermzellen ein. Im Gegensatz zu *Phacelia Parryi* wird aber bei *Luzula* das basale Endosperm später resorbiert. Früher erfolgt die Resorption desselben bei *Juncus*-Arten, es werden auch in ihm nur einige freie Kerne gebildet.

Vielleicht eine noch mächtigere Entwicklung des basalen Endosperms wurde in allerjüngster Zeit bei *Heloniopsis breviscapa* beschrieben (ONO 1926). Hier wird ebenso wie bei *Saxifraga granulata* beim ersten Endospermteilungsschritt eine plasmatische Scheidewand gebildet. Die basale Zelle ist hier nur etwas kleiner als die mikropylare und in beiden entstehen nukleare Wandbeläge, in denen später Zellbildung erfolgt. Diese kann entweder in der basalen oder in der oberen Kammer zuerst eintreten.

An *Luzula* erinnern die stark entwickelten basalen Endosperme von *Hypoxis decumbens* und *Ixolirion montanum*. Bei ersterer Pflanze fand STENAR (1925b) bis zu 32, bei letzterer in einem Falle 24 freie Kerne; Zellbildung scheint jedoch nicht einzutreten (vgl. Abb. 40, Fig. 3—5). Bei *Butomus umbellatus* stellte HOLMGREN (1913) mehr als 10 freie Kerne im basalen Endosperm fest. Große vielzellige Basalendosperme werden ferner bei manchen Araceae angegeben, doch ist z. T. deren Endospermnatur nicht über jeden Zweifel erhaben.

Weit unbedeutender ist das basale Endosperm der Burmanniaceae. Bei *Burmannia coelestis* teilt sich nach ERNST und BERNARD (1912b) der Kern in der basalen Endospermzelle gleichzeitig mit seinem Schwesterkerne in der zentralen. Während aber in der letzteren freie Kerne bis zur Zahl 8 oder 16 entstehen¹⁾, bleibt die basale Zelle zweikernig. Bei *Burmannia Championii* unterbleibt auch diese Kernteilung. Bei *Thismia*-Arten dagegen entstehen durch die Teilung des primären Basalkernes zwei Zellen, die nebeneinanderliegen (ERNST und BERNARD 1910, 1911).

Diese Beispiele genügen, um die gewöhnlichsten Verhältnisse, wie sie sich beim helobialen Endosperm finden, zu charakterisieren. Bei verschiedener Entwicklung des basalen Teiles haben sie das eine gemeinsam, daß dieser den antipodalen Teil des Embryosackes umfaßt.

¹⁾ Die Zahl der freien Endospermkerne, die bis zur Zellbildung entstehen, scheint von äußeren Umständen abzuhängen; denn die Zellbildung „folgt in kleineren Samenanlagen schon im Achtkernstadium, in größeren nach einem oder höchstens zwei weiteren Kernteilungsschritten“ (ERNST und BERNARD 1912b).

Hinzuzufügen wäre noch, daß in fast allen Fällen, wo eine helobiale Endospermentwicklung stattfindet, die Antipodenzellen frühzeitig zugrunde gehen, so wie wir denn überhaupt einen deutlichen Vikariismus zwischen Antipodial- und endospermalem Basalapparat feststellen können.

Es sind jedoch in jüngster Zeit Fälle beobachtet worden, die von der gewöhnlichen Ausbildung des helobialen Endosperms abweichen. Bei *Ixolirion montanum* liegt nach STENAR (1925b) der primäre Endospermkern im unteren Teil des Embryosackes in einer mächtigen Anhäufung des Zytoplasmas etwas seitwärts von den auffallend großen Antipoden. Hier teilt er sich (vgl. Abb. 40, Fig. 3) unter Bildung einer Zellplatte, welche zur Abtrennung einer kleineren basalen Zelle von der großen zentralen führt, wobei aber eine Hautschicht, keine Zellulosemembran entsteht. Der Kern der Basalzelle, die also neben, nicht über den Antipoden liegt (vgl. Abb. 40, Fig. 4), tritt gleichzeitig mit seinem Schwesterkern in der zentralen Zelle in Teilung, die von keiner Wandbildung begleitet ist. In einem späteren Stadium wurden im zentralen Endosperm etwa 48 Kerne gezählt, während in der plasmareichen basalen Zelle deren 24, deutlich größere zu finden waren. Die Antipoden waren in diesem Zeitpunkte gut erhalten. Während im zentralen Endosperm später Zellen wie in einem nuklearen Endosperm gebildet werden, degeneriert das basale.

Zu dem Sammelbegriff des helobialen Endosperms können wir auch das Verhalten von *Echium plantagineum* rechnen, wo nach SVENSSON (1925, S. 115) nach dem ersten Teilungsschritt eine schräggestellte, plasmatische Wand gebildet wird. Diese setzt in der Nähe des Eiapparates an und trennt eine kleinere, laterale Kammer, die gegen den Funikulus zu liegt, von der größeren zentralen, in der bald freie Kerne in größerer Zahl gebildet werden. In der lateralen plasmareichen Kammer entstehen zwei durch eine Querwand geschiedene Zellen, die später mehrere, schwach hypertrophische Kerne enthalten. Diese helobiale Endospermbildung zeigt eine recht große Ähnlichkeit mit dem früher besprochenen Verhalten von *Lycopsis*. Der wesentliche Unterschied liegt in dem verschiedenen Zeitpunkt der ersten Wandbildung; die bei *Echium* nach der ersten, bei *Lycopsis* nach der zweiten Kernteilung stattfindet. In beiden Fällen fehlen uns noch nähere Angaben über die Art der Wandbildung und die Zuweisung des einen zum helobialen, des anderen zum nuklearen Typus kann nur als eine vorläufige betrachtet werden.

Zum helobialen Typus können wir schließlich vielleicht auch *Hyoscyamus niger* rechnen. Bei dieser Pflanze wird nach SVENSSON (1925, S. 160; 1926) anschließend an die erste Teilung, die in der Nähe des Eiapparates vor sich geht, eine Querwand gebildet, die den Raum der Endospermanlage in zwei Kammern teilt, in eine kleinere mikropylare und eine größere chalazale (der Autor nennt die letztere die zentrale). Das Schicksal der beiden ist verschieden und nicht immer das nämliche. Die mikropylare entwickelt sich häufig so weiter wie ein nukleares Endosperm, indem in ihr vier bis acht freie Kerne entstehen, bevor es zur Zellbildung kommt; oder sie wird zunächst durch zwei Teilungsschritte in vier durch Längswände geschiedene Zellen geteilt, worauf einige weitere, wie es scheint nicht bestimmt orientierte Zellteilungen folgen. Die größere chalazale Kammer bildet durch wiederholte Kern-

teilungen zahlreiche freie Kerne aus, die in dem dünnen plasmatischen Wandbelag verteilt werden. Es tritt hier schließlich auch Gewebebildung ein und die peripherisch angelegte Zellschicht vergrößert sich, bis sie in der Mitte zusammenschließt. In späten Stadien läßt sich dann kein Unterschied zwischen den Endospermzellen, je nachdem sie aus der mikropylaren oder der chalazalen Kammer entstanden sind, feststellen. Ausnahmsweise kann in der chalazalen Kammer auch eine Querwand angelegt werden, so daß drei übereinanderliegende Endospermzellen entstehen.

Nach SVENSSON handelt es sich bei *Hyoseyamus* um einen intermediären, den Übergang vom nuklearen zum zellularen Endosperm vermittelnden Fall. Es ist jedoch auch möglich, daß dieselbe Erscheinung vorliegt, wie sie im früheren (vgl. S. 347) bei *Phacelia Parryi* beschrieben und gedeutet wurde. Bei *Hyoseyamus* wird in der Regel schon nach einem, bei *Phacelia Parryi* nach zwei Zellteilungsschritten durch starkes Wachstum des Embryosackes die Verteilung des Zytoplasmas eine derartige, daß in den primären Zellen eine zelluläre Weiterentwicklung bis auf weiteres nicht durchgeführt werden kann.

Das zuletzt besprochene Verhalten, aber auch zahlreiche früher erörterte Fälle drängen natürlich zu einer Stellungnahme in der Frage, welcher Haupttypus des Endosperms als ursprünglich und welcher als abgeleitet betrachtet werden muß. Diese Erörterung soll jedoch erst im Anschluß an den speziellen Teil des Kapitels über das Endosperm vorgenommen werden, da erst die Verbreitung der einzelnen Endosperm-typen die unerläßliche Grundlage für eine solche Diskussion geben kann.

5. Haustorien und haustorielle Bildungen

Während der Entwicklung des Embryos fungiert das Endosperm im allgemeinen als Ernährungsorgan, nach Abschluß derselben vielfach als Speicherorgan. Diese ernährungsphysiologische Bedeutung des Endosperms wird auch kaum durch gewisse Befunde zweifelhaft, welche ziemlich weit entwickelte Embryonen ausnahmsweise in endospermlosen Samen feststellten. HIORTH (1926), der solche Befunde an *Oenothera*-Arten machte, zieht aus ihnen den Schluß, daß die Hauptfunktion des Endosperms in der Verdrängung und Auflösung des Nuzellus besteht und die Ernährung des Embryos weniger wichtig sei. Zahlreiche andere Beobachtungen stehen dem gegenüber, welche zeigen, daß das Endosperm meist unerläßliche Voraussetzung für die Bildung eines normal fungierenden Embryos ist. Hier sei nur erwähnt, daß die Adventivembryonen nur dann aus ihren Initialzellen entstehen, wenn ihnen ein irgendwie gebildetes Endosperm einen geeigneten Nährboden verschafft. Die Befunde HIORTHS an *Oenotheren* zeigen nur, daß die Pflanze unter Umständen auch ohne Endosperm ziemlich große, aber wohl kaum lebensfähige Embryonen erzeugen kann.

Charakteristisch für die Art und Weise, wie der Keimling ernährt¹⁾ wird, ist vor allem der Umstand, daß dieser indirekt ernährt wird. Er wird nicht durch unmittelbare Nahrungszufuhr von der Mutterpflanze

¹⁾ Über die Ernährung des Keimlings im allgemeinen vgl. das Sammelreferat ARESCHOU'S (1894).

wie eine Knospe derselben ernährt, sondern zwischen beiden ist ein ganz besonderes Gewebe, das weder Sporophyt noch Gametophyt ist, eingeschaltet. Worin die Bedeutung dieser Einschaltung des Endosperms in den zum Keimling führenden Nährstoffstrom besteht, wissen wir nicht mit Sicherheit. Vielleicht ist die Aufgabe des Endosperms darin zu erblicken, daß es die vom mütterlichen Sporophyten zugeführten Nährstoffe umwandelt und ganz besondere, eben nur für die Ernährung des jungen Keimes geeignete Stoffe erzeugt. Das entwicklungsmechanische Problem, die Bedingungen festzustellen, welche notwendig sind, damit die Eizelle zu einem Keime wird, ist bis jetzt noch kaum erörtert worden. Liegen in der Eizelle an und für sich die Kräfte, welche es bewirken, daß sie ganz bestimmte Zellteilungen durchmacht, die zur Ausbildung eines Keimlings führen? Oder wird der sich entwickelnden Eizelle die Entwicklung durch die Umgebung, durch den Embryosack und später durch das Endosperm, aufgenötigt? Oder wirkt beides zusammen? Wir wissen es nicht. Daß aber im Embryosack und im Endosperm ganz bestimmte, die Embryobildung begünstigende Stoffe wirksam sind, erscheint deshalb wahrscheinlich, weil die Bildung von Adventivembryonen zeigt, daß sich auch andere sporophytische Zellen als die Eizelle in dem vom Embryosack und Endosperm gebildeten Nährboden zu Embryonen entwickeln. Allerdings ist zu bemerken, daß diese Zellen, bevor sie zu atypischen Embryointialen werden, eine eigentümliche Umwandlung erfahren, die sich äußerlich durch besondere Zunahme des Zytoplasmas und Veränderungen des Zellkerns kundgibt.

Bei der Entwicklung des Gametophyten, insbesondere aber in den Stadien nach der Befruchtung finden wir wiederholt, daß ein bestimmter Teil auf Kosten eines anderen zunimmt und sich weiter entwickelt. So die Makrospore, die heranwächst, während ihre Schwesterzellen desorganisiert werden, so der Embryosack, der sich auf Kosten des Nuzellus vergrößert, so das Endosperm, das ebenfalls auf Kosten des Nuzellus oder des Integumentes zunimmt, so der Embryo, dessen Entwicklung sich im allgemeinen auf Kosten des Endosperms vollzieht. Die Erscheinung des Autoparasitismus (GOEBEL 1923, S. 1764) kommt daher wohl nirgends so auffallend zur Geltung als im Bereiche der Samenentwicklung. Das Extrem an Autoparasitismus bildet jedenfalls der von ROSENDAHL (1906, 1909) beschriebene Fall von *Symplocarpus foetidus*, wo das Endosperm Nuzellus und Integumente vollkommen aufzehrt, aber dann selbst wieder von dem heranwachsenden Embryo aufgezehrt wird, so daß im Fruchtknoten schließlich nur der nackte Embryo vorhanden ist.

In denjenigen Fällen, wo von einer Pflanze ein fremder Organismus als Wirt benützt wird — Alloparasitismus (GOEBEL) — kommt es meist zur Ausbildung besonderer Organe, die wir als Haustorien bezeichnen. Denselben Ausdruck verwenden wir auch bei den autoparasitischen Erscheinungen im Bereiche des Gametophyten, wenn Organe ausgebildet werden, die die parasitischen Beziehungen der einzelnen Teile des sich entwickelnden Samens zum Ausdruck bringen. Wenn wir uns fragen, warum sich gerade bei der Samenentwicklung der Autoparasitismus so auffallend auswirkt wie sonst nirgends in der Pflanze, müssen wir vor allem die wesentlichen, tiefgreifenden Unterschiede der einzelnen Teile und Organe der Samenanlage berücksichtigen. Eine Samenanlage, die einen Embryo enthält, besteht aus einem jungen,

diploiden Sporophyten, dieser ist umgeben von dem in der Regel triploiden Xeniophyten und dieser ist wieder in dem sporophytischen Gewebe der Mutterpflanze enthalten. Und diese so wesentlich in der Natur ihrer Kerne verschiedenen Pflanzengenerationen stehen untereinander im Verhältnis von Schmarotzer und Wirt. Es wäre im Grunde genommen keine Übertreibung, wenn man in diesem Falle nicht von Autoparasitismus, sondern von Alloparasitismus spräche, denn es schmarotzen recht verschiedenartige Organisationen aufeinander.

Mit Rücksicht auf den Umstand, daß Haustorien namentlich an dem Endosperm auftreten, erscheint es zweckmäßig, die Haustorien und ähnliche Differenzierungen, die allem Anschein nach eine ernährungsphysiologische Aufgabe haben, gerade in diesem dem Endosperm gewidmeten Abschnitt in zusammenfassender Weise zu besprechen.

Die hier nun zunächst zu erledigende Frage, was ist ein Haustorium, ist mit Rücksicht auf die Mannigfaltigkeit der in Betracht kommenden Bildungen nicht leicht zu beantworten. Es dürfte jedoch kaum Widerspruch erfahren, wenn wir nur dann von Haustorien sprechen, wenn eine einkernige oder mehrkernige Zelle oder ein Zellkomplex oder ein deutlich abgegliederter Teil einer Zelle ein bedeutendes Wachstum erfährt und eine Zeitlang im Dienst einer ernährungsphysiologischen Aufgabe steht. Diese Umgrenzung des Begriffes Haustorium durch das Zusammentreffen zweier Bedingungen, nämlich der ernährungsphysiologischen Rolle und des bedeutenden Wachstums wird auch von JACOBSSON-STILASNY (1914) angenommen. Allerdings ist der unzweifelhafte Beweis, daß ein Haustorium aus einem bestimmten Teil der Umgebung Nahrungsstoffe entnimmt und sie dem Endosperm oder dem Embryo zuführt, schwer oder überhaupt nicht zu erbringen. Direkte Beobachtung und Experiment lassen hier im Stich. Im günstigsten Falle sehen wir, daß das Haustorium in deutlichen Lagebeziehungen zu einem aus inhaltsreichen Zellen bestehenden Gewebe steht; diese Lagebeziehungen, der mikrochemische Nachweis von Inhaltsstoffen und die Tatsache, daß solche Haustorien in ganz bestimmten durch reges Wachstum des Endosperms und des Embryos ausgezeichneten Zeiten den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen und später wieder degenerieren, müssen den Wahrscheinlichkeitsbeweis für die ernährungsphysiologische Tätigkeit erbringen.

Es ist von vornherein zu erwarten, daß es Bildungen gibt, die sich dem Begriffe des Haustoriums mehr oder weniger nähern, ohne daß wir sie als Haustorium in dem angegebenen Sinne bezeichnen können. Bestimmte Teile des Embryosackes oder des Endosperms können z. B. eine Bedeutung für die Ernährung haben, ohne jedoch eine auffallende Größenzunahme zu erfahren. Wir werden in solchen Fällen von haustoriellen Bildungen sprechen. Hierher gehören u. a. viele Antipoden, die wenigstens nach einer weitverbreiteten Ansicht eine ernährungsphysiologische Aufgabe haben. Nur dann, wenn die Antipoden oder eine dieser Zellen zu langen Gebilden auswachsen, die in bestimmte Regionen des Ovulums eindringen und augenscheinlich von diesen Nährstoffe dem Embryosacke oder dem Endosperm zuführen, werden wir von Antipodenhastorien sprechen. Ferner ist zu bemerken, daß der Embryosack fast allgemein ein starkes Wachstum zeigt und bei dieser Gelegenheit Partien aus seiner Umgebung eingeschmolzen werden. Zweifellos werden.

die auf diese Weise gewonnenen Stoffe dem Inhalt des Embryosackes, also direkt oder indirekt dem Keimling zugute kommen. Es wäre unzweckmäßig, alle diese Embryosäcke als Haustorien zu bezeichnen. Nur dann, wenn ein deutlich abgegliederter Teil des Embryosackes in das umgebende Gewebe eindringt, können wir diesen als Embryosackhaustorium bezeichnen.

Die Einteilung der Haustorien geht von der Entstehung derselben aus und danach unterscheiden wir die im folgenden näher besprochenen Hauptarten von Haustorien.

I. Synergidenhaustorien.

Starkes Wachstum der Synergiden, wie es bei verschiedenen Arten vorkommt, berechtigt nicht von Synergidenhaustorien zu sprechen. Auch dann, wenn Reichtum an Zytoplasma und ein hypertrophisch ausgebildeter Kern auf eine lebhaft sekretorische Tätigkeit hinweist, wie bei *Limnanthes Douglasii* (STENAR 1925 a; vgl. S. 133, Abb. 15, Fig. 5), sind wir noch nicht berechtigt von einem Haustorium zu sprechen. Dagegen kommen bei einzelnen Compositae Bildungen vor, die den Namen Synergidenhaustorium verdienen dürften. Eine stark verlängerte, schlauchförmige Bildung, die vom Eiapparat aus in die Mikropyle und deren Umgebung hineinwächst, wurde von HOFMEISTER (1858) bei *Calendula officinalis* beobachtet und so gedeutet, daß eine Synergide zu einem Schlauch wird, der in die Mikropyle eindringt und Wände derselben zerstört. Zu derselben Auffassung kam BILLINGS (1901), der an *Calendula lusitanica*, *officinalis*, *egyptiaca*, *palestina*, *persica*, *malacitana* und *crista galli* gleiche Beobachtungen machte. DAHLGREN (1920) untersuchte *Calendula arvensis*, *microcephala*, *officinalis* und *tripterocarpa*, ohne sich jedoch die sichere Überzeugung verschaffen zu können, daß die schlauchförmigen Bildungen wirklich den Synergiden angehören. Dagegen gelang es CARANO (1915) an einzelnen Schnitten den Zusammenhang des Fortsatzes mit einer Synergide in klarer Weise nachzuweisen. Ältere und neuere Beobachtungen haben auch gezeigt, daß das Verhalten von *Calendula* nicht ganz isoliert in der Familie der Compositae dasteht. HEGELMAIER (1889) fiel es bei *Helianthus* auf, daß das schlanke obere Ende der Synergiden in die Mikropyle hineinragt, und ähnlich wie *Calendula* verhielt sich *Dimorphotheca pluvialis* und in abgeschwächtem Maße *Cichorium intybus*. Ferner fand DAHLGREN (1924) die Synergiden von *Ursinia anthemidoides* stark verlängert und Pollenschläuchen gleichend; die Verlängerungen dringen weit in die Mikropyle hinein und aus ihnen — oder vielleicht aus einer von ihnen — entsteht ein Haustorium, das „sich stark verlängert und bis zum Funikulus vorfrisst“. In allerjüngster Zeit hat SCHÜRHOFF (1926 c) das Auftreten von Synergidenhaustorien bei *Ursinia anthemidoides* und *Calendula officinalis* bestätigt und es außerdem bei *Calendula stellata* festgestellt, dagegen haben *Arctotis stoechadifolia* und *Gazania longifolia* sicher kein Synergidenhaustorium.

II. Antipodenhaustorien.

Typische Antipodenhaustorien sind insbesondere Bildungen, die von LLOYD (1899—1902) an verschiedenen Rubiaceae beschrieben worden sind. Bei *Galium*-Arten ist von den drei Antipoden die unterste lang-

gestreckt, während die beiden anderen, die neben- oder übereinander liegen, klein bleiben. Insbesondere bei *Galium mollugo* ist die haustorielle Antipode außerordentlich lang. Ähnlich wie *Galium* verhalten sich *Crucianella*-Arten, *Vaillantia hispida*, *Callipeltis cucullaria* und *Sherardia arvensis*, während andere Vertreter der Familie große Unterschiede in der Ausbildung der Antipoden, aber keine Antipodenhaustorien aufweisen. Eine zweite Familie, bei der in der Literatur von Antipodenhaustorien gesprochen wird, ist die der Compositae. GOLDFLUS (1898, S. 28) fand bei *Leucanthemum lacustre* „l'élargissement de la dernière antipode en une espèce de suçoir au delà ou presque au delà des cellules épithéliales“ und ähnliches Verhalten bei *Chrysanthemum leucanthemum* und *Helianthus Maximilianus*. Eine Vergrößerung der unteren Antipoden und ein Hineinwachsen derselben in die Chalazaregion dürfte überhaupt bei verschiedenen Arten dieser Familie vorkommen. Bei *Othonna carnosa* wachsen die drei Antipoden nach AFZELIUS (1924) kräftig heran, die beiden oberen werden kugelig, die unterste wächst über diejenige Region, wo die Mantelschichte endigt, tief in die Chalaza hinab und ihr Ende schwillt kugelförmig an (vgl. S. 154, Abb. 18, Fig. 9). Die weitere Entwicklung dieser Antipoden ist unbekannt. Bei *Grindelia squarrosa* beschrieb NORRIS (1892) zwei bis drei hintereinanderliegende Antipoden, die wurmförmige Fortsätze aussenden, die tief in das benachbarte Gewebe eindringen. Diese Beobachtungen wurden in jüngster Zeit durch HOWE (1926) bestätigt, dessen Abbildungen und Beschreibung es deutlich machen, daß bei *Grindelia* wirklich in jeder Hinsicht typische laterale Haustorien hervorgehen, welche bis zur Oberfläche des Ovulums wachsen können.

III. Embryosackhaustorien.

Unter dieser Bezeichnung sollen diejenigen Bildungen zusammengefaßt werden, wo eine begrenzte Region der zwischen dem Antipodial- und dem Eiapparat liegenden Zelle, also der Endospermanlage im Sinne NAWASCHINS, zu einem Fortsatz auswächst, der in das anstoßende Gewebe eindringt, und zwar bevor noch Endosperm in irgend einer Form gebildet worden ist. Der typischen Bildungen dieser Art gibt es nicht allzu viele und diese sind durch Zwischenstufen mit dem gewöhnlichen Verhalten des Embryosackes verbunden, der fast allgemein Wachstum als ganzes zeigt, wobei die Umgebung mehr oder weniger gleichmäßig aufgezehrt wird. In krassinuzellaten Samenanlagen äußert sich dieses allgemeine, auf Kosten der Umgebung stattfindende Wachstum des Embryosackes darin, daß ein großer Teil des Nuzellus oft bis zur Epidermis aufgezehrt wird; in tenuinuzellaten fällt ihm meist auch diese schon frühzeitig zum Opfer. In manchen Fällen bildet auch die Innenkutikula keine Schranke und dann wächst der Embryosack auf Kosten des Integumentes weiter wie bei gewissen *Gentiana*-Arten (GUÉRIN 1903, STOLT 1921). Oft wird jedoch durch die Innenkutikula das Erweiterungsbestreben des Embryosackes beschränkt und dann ist der Embryosack nur dort erweiterungsfähig, wo keine Innenkutikula gebildet oder diese wieder resorbiert worden ist. Auch in diesen Fällen werden wir nicht von einem Embryosackhaustorium sprechen können, wenn nicht der Embryosack an einer bestimmten Stelle ein einseitiges Wachstum aufweist. Ein solches einseitiges Wachstum des Embryosackes und zwar

gegen den Funikulus zu hat jüngst SVENSSON (1925) bei verschiedenen Boraginaceae ausführlich beschrieben. Es kommt hier zu einer Divertikelbildung, die wir schon ganz gut zu den Embryosackhaustorien rechnen können. Das einzige Bedenken könnten wir höchstens in dem Umstande erblicken, daß wir infolge der Größe der einseitig auswachsenden Seite des Embryosackes keine Grenze zwischen dem Divertikel und dem ursprünglichen Embryosacke ziehen können (vgl. S. 327, Abb. 35, Fig. 2). Von einem in jeder Hinsicht typischen Embryosackhaustorium können wir jedoch bei *Veltheimia viridiflora* sprechen, wo HOFMEISTER (1861) folgende Verhältnisse fand: Der Embryosack treibt bei dieser Pflanze „dicht neben seinem Chalazaende einen tief in das Gewebe des Eykerns, parallel der Achse desselben eindringenden blinddarmartigen Fortsatz, der bis zur Zeit der Befruchtung etwa zur Hälfte der Länge des Eykerns herabwächst“. Wenn auch aus den Angaben HOFMEISTERS nicht klar hervorgeht, wie im einzelnen die Bildung des auffallenden Auswuchses vor sich geht, so entnehmen wir aus seiner Darstellung (vgl. Abb. 41) doch, daß sich ein großer Kern — der sekundäre Embryosackkern — am Ende des Auswuchses einfindet, in ähnlicher Weise wie auch bei den erwähnten Boraginaceen dieser Kern in dem seitlichen Divertikel eingelagert wird. Die Befunde HOFMEISTERS bei *Veltheimia* wurden in jüngster Zeit durch die Beobachtungen STIFFLERS (1925) bestätigt¹⁾. Hier kann auch angeführt werden, daß nach SCHLIMBACH (1924) der Embryosack von *Fourcroya altissima* und *Curculigo* im Nuzellus Auswüchse treibt „wahrscheinlich zwecks besserer Ernährung“. Ähnliche Embryosackhaustorien treten ferner nach den Angaben HEGELMAIERS (1885, S. 63 ff.) unmittelbar nach der Befruchtung bei *Agrostemma githago* und *Stellaria* auf. Hier treibt der gekrümmte Embryosack an der konkaven Seite Ausstülpungen, die in das Gewebe des mächtigen Nuzellus ziemlich weit hineinwachsen. In die Aussackung wandert einer der beiden primären Endospermkerne hinein, macht hier eine Teilung durch, während der andere im Hauptraum verbleibt, um die Kerne für den Wandbelag zu liefern. Zellen werden in der seitlichen Ausstülpung ebenso wenig gebildet, wie im Chalazateil des Embryosackes²⁾.

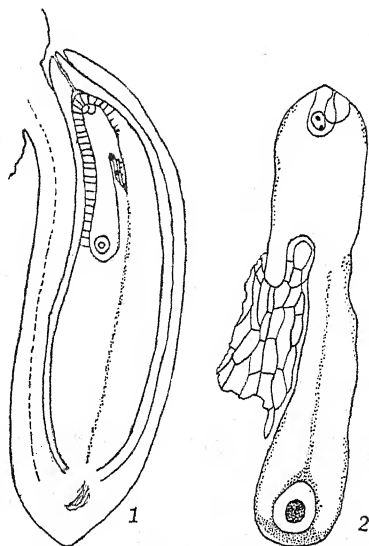


Abb. 41. *Veltheimia viridiflora*.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine unbefruchtete Samenanlage; Embryosack mit seitlichem Auswuchs, in dessen Grunde der sekundäre Embryosackkern liegt. — Fig. 2. Embryosack mit Auswuchs stärker vergrößert. Nach HOFMEISTER. Vergr.: Fig. 1. 40fach, Fig. 2. 250fach.

¹⁾ Ein ähnliches Embryosackhaustorium wie bei *Veltheimia* wird auch bei *Anthericum ramosum* gebildet (unveröffentlichte Beobachtung des Verf.).

²⁾ Über die Divertikelbildung bei den Caryophyllaceae brachte in jüngster Zeit ROCÉN (1927; vgl. auch 1926) eine ausführliche Darstellung, die teilweise die An-

Zu den Embryosackhaustorien müssen wir auch die in gewissen Verwandtschaftskreisen vorkommenden chalazalen Ausstülpungen des Embryosackes rechnen. Solche sind durch die Untersuchungen TREUBS (1891) und FRYES (1903) bei *Casuarina* (vgl. S. 109, Abb. 12, Fig. 6—9), beschrieben, wo sie nicht nur an den fertilen Embryosäcken, sondern auch an Makrosporen, die nicht zur Entwicklung gelangen, auftreten. Mit dem Verhalten von *Casuarina* scheinen die „Caeca“ der Fagaceae (BENSON 1894) insofern übereinzustimmen, als es sich auch hier um lokale Ausstülpungen des Embryosackes, welche unter Umgehung der Antipoden gegen die Chalaza zu wachsen, und nicht um eine Längsstreckung des ganzen Embryosackes handelt. BENSON beschreibt ein solches Caecum bei *Quercus*-Arten, *Fagus silvatica* und *Castanea vulgaris* und außerdem bei *Carpinus betulus*. Von näheren Angaben sei noch erwähnt, daß bei *Fagus* gesehen wurde, daß der primäre Endospermkern in das Caecum hineinwandert, es handelt sich also tatsächlich um eine Bildung, die vor der Endospermbildung entsteht¹⁾. Ein mächtiges Caecum entsteht ferner bei *Beta vulgaris*, wo es an den Antipoden vorbeiwachsend tief in die Chalazaregion eindringt (OKSIJUK 1927).

Zu den Embryosackhaustorien können wir auch gewisse Ausstülpungen am Mikropylarende des Embryosackes rechnen. Das Herauswachsen des Embryosackes, wie es z. B. bei *Torenia*, *Philadelphus* u. a. (vgl. auch S. 56) vorkommt, hat wohl kaum eine ernährungsphysiologische Bedeutung. Anders bei manchen Lentibulariaceae. Bei *Utricularia* dringt der Embryosack aus der Mikropyle hervor und übernimmt die Rolle eines Haustoriums (KAMIENSKY 1897, MERL 1915, WYLIE und YOCOM 1923). Der Mikropyle gegenüber liegt bei dieser Pflanze eine inhaltsreiche Partie der Plazenta, in welche der Embryosack schon vor der Befruchtung eindringt, obwohl er noch keine Kerne enthält. Nach Beginn der Endospermbildung wandern zwei Kerne in die mikropylare Ausstülpung hinein und damit beginnt die zweite Phase in der Entwicklung des mikropylaren Haustoriums, es wird zu einem vielkernigen Endospermhaustorium, welches das erwähnte Nährgewebe der Plazenta nach und nach aufzehrt (vgl. Abb. 42, Fig. 3). Bei *Polypompholyx* scheinen nach LANG (1901) im großen und ganzen übereinstimmende Verhältnisse zu herrschen, nur daß das Nährgewebe dem Funikulus angehört.

IV. Pollenschlauchhaustorien.

Die Frage, ob man wirklich von Pollenschlauchhaustorien sprechen darf, ist strittig. Sie knüpft an Beobachtungen an, die LONGO (1903a, 1903b, 1904, 1905a) an dem Verhalten des Pollenschlauches bei

gaben HEGELMAIERS berichtet. ROCÉN unterscheidet folgende Typen dieser Bildungen: 1. *Agrostemma*-Typus: Nur von der Mitte des Embryosackes geht ein lateraler Divertikel aus (*Agrostemma githago*, *Saponaria officinalis*, *Tunica saxifraga*, *Lepyrodictis holosteoides*). 2. *Melandrium*-Typus: Laterale und mikropylare Divertikel (*Melandrium rubrum*). 3. *Silene*-Typus: Chalazale und mikropylare Divertikel (*Silene Frywaldskyana*, *Heliosperma alpestre*, *Moeckringia trinervia*). 4. *Lychnis*-Typus: Nur mikropylare Divertikel (*Lychnis flos Jovis*, *Alsine laricifolia*, *Corrigiola litoralis*). — Bei *Stellaria* treten nach ROCÉN keine Divertikel auf.

¹⁾ Da CONRAD (1900) und KLEBELSBERG (1910) von Caecumbildungen bei den von ihnen untersuchten *Quercus*-Arten keine Erwähnung machen, erscheint eine neuerliche Untersuchung dieser Bildungen dringend erwünscht.

Cucurbita gemacht und als ernährungsphysiologische Einrichtung zugunsten des Endosperms und des Embryos aufgefaßt hat. Die Pollenschläuche der Cucurbitaceae zeichnen sich im allgemeinen durch besondere Dicke aus, deren Ausmaß, wie KRATZER (1918) gefunden hat,

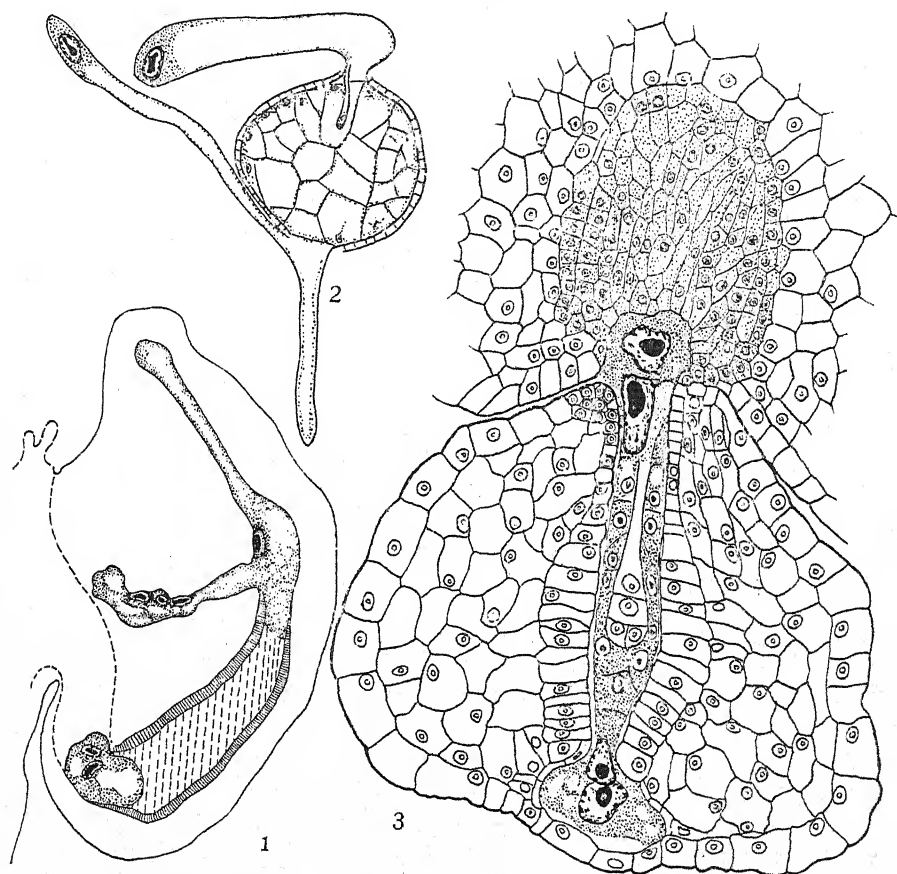


Abb. 42. Fig. 1. *Tozzia alpina*, Samenanlage mit Endosperm (lotrecht gestrichelt), zweikernigem chalazalen und mehrkernigem mikropylaren Endospermhaustorium; das letztere hat einen lateralen Ast erzeugt. — Fig. 2. *Nemophila aurita*, älteres Endospermstadium mit mikropylarem und chalazalem Endospermhaustorium, das letztere mit lateralem Ast; Embryo zweizellig. — Fig. 3. *Utricularia vulgaris*, Ovulum und angrenzende Partie der Plazenta im Längsschnitt; der Embryosack enthält einen wenigzelligen Proembryo, von zelligem Endosperm umgeben; chalazales Endospermhaustorium bis zur Epidermis vordringend; mikropylares Haustorium in das Nährgewebe der Plazenta hineinwachsend. —

Fig. 1 nach SCHMID, Fig. 2 nach SVENSSON, Fig. 3 nach WYLIE und YOCOM.

Vergr.: Fig. 1 70 fach, Fig. 2 88 fach, Fig. 3 vom Autor nicht angegeben.

der Größe des Pollenkornes der verschiedenen Arten proportional ist. Bei *Cucurbita* — und ähnliches Verhalten gilt wohl auch für *Cucumis sativus* (TILLMANN 1906) — ist nun der Pollenschlauch besonders groß, außerdem zerstört er beim Eindringen in die schnabelartig vorgezogene Spitze des Nuzellus einen großen Teil des Gewebes derselben (vgl. auch S. 263, Abb. 30, Fig. 2—5) und bildet daselbst eine auffällige kugelige

Anschwellung, aus der Ausstülpungen austreten, die sich zwischen Nuzellus und Integument, aber auch zwischen die Zellreihen des inneren Integumentes hinabschieben. Dieses Verhalten deutet LONGO als eine den Endosperm- und Suspensorhaustorien vergleichbare ernährungsphysiologische Einrichtung zugunsten des heranwachsenden Embryos. Er zieht zur Begründung dieser Ansicht das Vorhandensein der Innenkutikula und das bei *Cucurbita* angeblich sehr frühzeitige Auftreten eines Chalazakorkgewebes heran. Dieses soll in einem Stadium, wo noch der Embryo Kugelgestalt besitzt, die Zufuhr von Nährstoffen von der Chalaza her unmöglich machen oder doch erschweren. Die Nährstoffzufuhr könne also nur durch die Basis der vorgezogenen Nuzellusspitze erfolgen, wo sich das Ende des Pollenschlauches befindet. LONGO gibt auch an, daß der Embryo an seiner ganzen Oberfläche mit einer Kutikula bekleidet sei, mit Ausnahme derjenigen Stelle, wo er mit dem Pollenschlauche in Berührung sei; er vermutet also auch, daß die Ausnützung des Endosperms dem Embryo nur durch die Vermittlung des Pollenschlauchendes möglich sei.

Gegen die Anschauungen LONGOs hat sich in neuerer Zeit KRATZER (1918) in ausführlicher Weise gewendet. Von seinen Argumenten ist wohl der Befund am wichtigsten, daß in den in Betracht kommenden frühen Stadien noch keine Verkorkung in der Chalazaregion vorhanden und somit „der normale Weg für die Zufuhr offen ist; daß er auch benützt wird, darauf deutet der reiche Inhalt hin, der sich ansammelt und umzuwandeln scheint, und die langgestreckten Zellen, welche vom Funikulus in den Nuzellus führen“. Von anderen Gesichtspunkten, die KRATZER heranzieht, sei angeführt, daß Eigentümlichkeiten, wie reicher Inhalt der Schichten des Innenintegumentes und die Mächtigkeit des Pollenschlauches in der Familie weiter verbreitet sei, also kaum für eine Sonderstellung von *Cucurbita* sprechen, ferner der komplizierte Weg, den die vom Pollenschlauche zugeführte Nahrung bis zum Embryo durchwandern müßte, wenn man nicht an eine direkte Nahrungszufuhr aus dem Pollenschlauche in den Suspensor denke. Diese dürfte aber wohl deshalb nicht anzunehmen sein, weil anfangs nicht der Embryo selbst bedeutendes Wachstum erfahre, sondern zunächst der Nuzellus und auf dessen Kosten wieder das Endosperm zu ihrem Wachstum großer Nahrungsmengen bedürften.

Auch vom vergleichenden Standpunkte aus erscheint die Annahme eines Pollenschlauchhaustoriums, das wirklich diesen Namen verdient, bei *Cucurbita* ziemlich unwahrscheinlich. Bei Pflanzen, wo ein Endosperm in einem großen Nuzellus gebildet wird, erweitert sich jenes auf Kosten des umgebenden Gewebes ziemlich gleichmäßig; typische Haustorien werden von solchen Endospermen nicht gebildet, die ganze Oberfläche derselben nimmt eben die Nahrung auf.

Das einzige, aber auch wirksame Argument, dem sich niemand bei der Betrachtung der Erweiterung des Pollenschlauches und der weithin hyphenartig vordringenden Auswüchse desselben bei *Cucurbita* entziehen kann, ist natürlich die Frage: Wenn diese Bildung des Pollenschlauches kein Haustorium ist, was hat sie dann sonst zu bedeuten? Auf diese Frage gibt es vorläufig keine befriedigende Antwort. Auch KRATZER (1918) kann sich dieser mehr negativen Begründung offenbar nicht ganz entziehen; denn auch er hält es nicht für ganz ausgeschlossen, daß

durch den Nuzellushals ebenfalls eine Stoffzufuhr erfolgt und daß bei dieser sekundären Nahrungszufuhr der Pollenschlauch als Hilfsorgan fungieren dürfte.

V. Suspensorhaustorien.

Diese werden bei der Embryoentwicklung besprochen werden.

VI. Endospermhaustorien.

Diese weisen unter den Haustorien die weitaus größte Mannigfaltigkeit auf, was wohl mit der Funktion des Endosperms im engsten Zusammenhang steht. Die Abgrenzung der Endospermhaustorien gegenüber den Embryosackhaustorien ist in dem Umstande zu sehen, daß diese vor und jene nach dem Beginn der Endospermbildung auftreten. Es ist von vornherein zu erwarten, daß die Endospermhaustorien verschiedenen Charakter aufweisen werden, je nachdem freie Kerne oder Endospermzellen vorhanden sind. Im letzteren Falle kommt es zu viel ausgeprägteren Differenzierungen, ferner treten diese vielfach schon in sehr frühen Entwicklungsstadien, bisweilen schon nach dem ersten Teilungsschritte auf.

Gewissermaßen als Vorstufe der Haustorialbildungen können wir die so häufigen „Basalapparate“ nuklearer Endosperme betrachten. In solchen ist am chalazalen Ende des Embryosackes eine auffallende Anhäufung des Zytoplasmas festzustellen, in der sich eine größere Anzahl freier Kerne befindet, die sich meist durch ihre Größe, ihre Färbbarkeit und oft auch durch ihr weiteres Schicksal von den übrigen Endospermkernen unterscheiden. Von den zahlreichen hier zu nennenden Fällen seien nur einige erwähnt, die den verschiedensten Verwandtschaftskreisen angehören: *Urtica cannabina*, *pilulifera* (MODILEWSKI 1908a), *Polygonum persicaria* (WOODCOCK 1914), *Euphorbia procera* (MODILEWSKI 1909 b), *Draba verna* (VANDENDRIES 1909), *Melilotus albus* (YOUNG 1905), *Penaea* (STEPHENS 1909), *Jussieuia* cfr. *villosa* (TÄCKHOLM 1915), *Plumbagella macrantha* (DAHLGREN 1916), *Leptosiphon androsace* (BILLINGS 1901, Fig. 40), *Phacelia tanacetifolia* (SVENSSON 1925), *Triglochin maritimum* (SCHNARF 1925), *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914), *Schizocapsa plantaginea* (HÅKANSSON 1921) u. s. f.

In einem Teile der angeführten Fälle erscheint der chalazale Teil des Embryosackes in einem bestimmten Stadium deutlich von dem übrigen Teile des Endosperms abgegliedert. Es entsteht frühzeitig eine chalazale Ausstülpung, die dichtes Zytoplasma enthält. So z. B. bei *Polygonum Persicaria*, wo nach WOODCOCK (1914) einige freie Endospermkerne in die erwähnte Ausstülpung eintreten. In dieser findet später keine Zellbildung statt, sie ist ein vergängliches, der Ernährung dienendes Organ, das an der Bildung des eigentlichen Endosperms keinen Anteil nimmt. Eine ähnliche, nur noch viel mächtigere Abgliederung des chalazalen Teiles des Embryosackes findet bei verschiedenen *Prunus*-Arten statt. Nach WENT (1887b) besitzt der Embryosack bei diesen zur Zeit der Befruchtung Hantelform. Die Kerne des nuklearen Endosperms verteilen sich auf das ganze wandständige Zytoplasma, aber nur im mikropylaren erweiterten Abschnitt findet Zellbildung statt, der chalazale wird später abgeschnürt, die Endospermkerne in ihm erfahren Fragmentation und schließlich erfolgt Desorganisation des Inhaltes (vgl. auch die näheren

Angaben über den Ablauf der Kern- und Zellbildung im Endosperm von *Prunus avium* bei RUEHLE (1924).

Eine eigentümliche Ausbildung des basalen nuklearen Endosperms beschreibt WEINZIEHER (1914) bei *Xyris indica*. Die erste Endospermkernteilung geht hier in der Mitte des Embryosackes vor sich und von den beiden Tochterkernen bleibt einer in der Nähe der Eizelle, der andere wandert zu den Antipoden. Der erstere erzeugt durch Kernteilungen und spätere Zellbildung das eigentliche Endosperm; aus dem anderen entstehen die Kerne des unteren Embryosackabschnittes, welcher als eine haustorielle Bildung bezeichnet werden kann. Diese besteht aus einer dichten Plasmamasse mit etwa 20 Kernen und wird zur Zeit der Vielzellbildung, etwa im Stadium des 20-zelligen Embryos, durch eine Wand vom übrigen Endosperm abgetrennt. Wie diese verspätete Wandbildung zustande kommt, ist leider nicht beobachtet worden.

Über die Bedeutung dieser nuklearen Basalapparate, mögen sie durch ihre morphologische Selbständigkeit den typischen Haustorien nahekommen wie die zuletzt besprochenen Fälle oder nur als haustorienartige Bildungen gelten, haben verschiedene Autoren ihre Ansicht dahin geltend gemacht, daß sie eine ähnliche Rolle spielen, wie sie gewissen mächtig ausgebildeten Antipoden zuerkannt worden ist (vgl. S. 169 f.). MODILEWSKI (1908a) äußert sich sogar etwas näher über die ernährungsphysiologische Rolle dieser Basalapparate: Diese „können wahrscheinlich nicht nur die quantitative Vergrößerung der Nahrungszufuhr verursachen, sondern haben auch eine qualitative Funktion, nämlich eine chemische Umwandlung der Stoffe herbeizuführen und die letzteren in eine für die Ernährung der oberen Endospermkerne und des Embryosackes mehr geeignete Form zu bringen“. Wenn sich auch kaum für diese umwandelnde, verdauende Funktion wirkliche experimentelle und mikrochemische Beweise erbringen lassen, erscheint sie doch mit Rücksicht auf verschiedene Umstände recht wahrscheinlich. Die Lage in einem Teile des Embryosackes, wo die Nahrungszufuhr stattfindet, die sehr oft festzustellende hypertrophische Ausbildung der Kerne, die nicht nur auf reichliche Ernährung, sondern auch auf erhöhte Sekretionstätigkeit schließen läßt, der Umstand, daß diese Bildungen, wie in manchen Fällen konstatiert ist, nicht an der Bildung des „eigentlichen“ Endosperms teilnehmen und aufgelöst werden, sobald dieses weit genug entwickelt ist, unterstützt diesen Gedanken. Nicht zuletzt soll auch hervorgehoben werden, daß in allen Fällen, wo das nukleare Endosperm einen Basalapparat ausbildet, der Antipodialapparat schwach entwickelt und zur Zeit der Endospermbildung mehr oder weniger desorganisiert ist.

Die auffallendsten und am höchsten organisierten Haustorien treten an solchen Endospermen auf, in denen von vornherein Wandbildung erfolgt. Zweifellos hängt dies damit zusammen, daß die Zellbildung bei der Wanderung der dem Endosperm zugeführten Nährstoffe andere Verhältnisse schafft, als sie eine einheitliche vielkernige Endospermanlage bietet. Auch dann, wenn wir nicht die Ansicht vertreten, daß die Haustorien nur Hemmungsbildungen und Hypertrophien sind, die unter der Einwirkung starker Nahrungszufuhr zustande kommen, werden wir zugestehen, daß diese bei der Entstehung der Haustorien — sowohl in der Ontogenie, als auch in der Phylogenie — eine bedeutsame Rolle spielt, wie sich aus dem folgenden noch ergeben wird.

Eine gewisse Übersicht über das Auftreten der Haustorien bei zellularen Endospermen können wir durch Berücksichtigung ihrer Lage erhalten. Fast alle hier in Betracht kommenden Haustorien sind terminal, also entweder chalazal oder mikropylar. Daß das chalazale Ende des Embryosackes zur Ausbildung von Haustorien besonders geeignet ist, erscheint verständlich, wenn wir die Lage der Kutikularschichten in der Samenanlage berücksichtigen (VAN WISSELINGH 1918 bis 1924). Der Nuzellus ist von der Innenkutikula bedeckt, die in der Chalaza eine durch die Ontogenie des Ovulums bedingte Öffnung besitzt, durch welche Stoffzufuhr so lange erfolgt, als nicht durch Verkorkung des Chalazagewebes ein Verschuß gebildet wird (vgl. auch NETOLITZKY 1926, S. 4). Das chalazale Endospermhaustorium entsteht also dort, wo die Nahrungszufuhr stattfindet. In vielen Fällen wird aber auch in der Mikropylargegend die Innenkutikula frühzeitig durch Resorption unterbrochen, wie es VAN WISSELINGH z. B. für die Ericaceen-Samenanlage nachgewiesen hat, und in solchen Fällen kann auch eine Stoffzufuhr von oben her, d. i. durch die Vermittlung des Integumentes stattfinden. In diesen Fällen kommt es oft zur Ausbildung eines mikropylaren Endospermhaustoriums. Die beiden Arten der terminalen Haustorien können entweder zusammen bei einer Pflanze auftreten (vgl. z. B. Abb. 38, Fig. 7, Abb. 39, Fig. 4, Abb. 42, Fig. 1, 2, Abb. 43) oder es ist nur eine derselben ausgebildet.

Ein weiterer Gesichtspunkt, der zur Unterscheidung der zellularen Endospermhaustorien herangezogen werden kann, ist der Zeitpunkt, in welchem diese angelegt werden. Während nukleare Endosperme im allgemeinen erst nach einer bestimmten Anzahl von Teilungen Unterschiede im Aussehen und im Verhalten der freien Kerne erkennen lassen, kommt es in zellularen Endospermen häufig vor, daß schon nach der ersten Teilung, die meist zur Bildung einer quergestellten Wand führt, die chalazale Zelle auffallend von der mikropylaren verschieden ist. Die chalazale nimmt sofort nach ihrer Bildung haustoriellen Charakter an, die Zellbildung wird ganz oder teilweise unterdrückt, ihr Kern selbst oder dessen Tochterkerne erfahren eine hypertrophische Ausbildung usw. Ein solches Verhalten ist namentlich in verschiedenen Familien der Tubifloren weit verbreitet, so bei den Scrophulariaceae (SCHMID 1906), Labiatae (SCHNARF 1917a), Plantaginaceae (SCHNARF 1917b), Gesneriaceae (SCHNARF 1921, GLIŠIC 1924, 1927), Hydrophyllaceae (SVENSSON 1925) u. a.

In den meisten der hierhergehörigen Fälle kommt es in der primären chalazalen Zelle nur zu einer Kernteilung und dann vergrößert sich diese zweikernige Zelle bedeutend und treibt bisweilen einen seitlichen Auswuchs (den „lateralen Ast“ der Autoren) der gegen den Funikulus oder die Raphe zu gerichtet ist (vgl. Abb. 42, Fig. 1).

Die Ausbildung eines zweikernigen Chalazahaustoriums, das aus der primären chalazalen Endospermzelle hervorgeht, steht in den Familien, in denen es vorkommt, nicht unvermittelt da. Es finden sich hier Fälle, die wir als Übergänge von der gewöhnlichen Endospermzellbildung zu einer solchen, in der ein typisches Chalazahaustorium differenziert wird, bezeichnen können. Solche Übergänge treten z. B. bei Scrophulariaceae auf und können sich sogar innerhalb einer Gattung finden. Sehr lehrreich ist in dieser Hinsicht die Gattung *Veronica*. Bei dieser fand GSCHIEDLE

(1924), daß die primäre chalazale Endospermzelle eine sehr verschiedenartige Weiterentwicklung erfahren kann. In den Sektionen *Leptandra* und *Pseudolysimachia* entstehen zwei sich kreuzende Längswände und die vier so gebildeten Zellen bilden dann zusammen ein keilförmiges, plasmareiches, an ein Haustorium gemahnendes Gebilde, in welchem kein

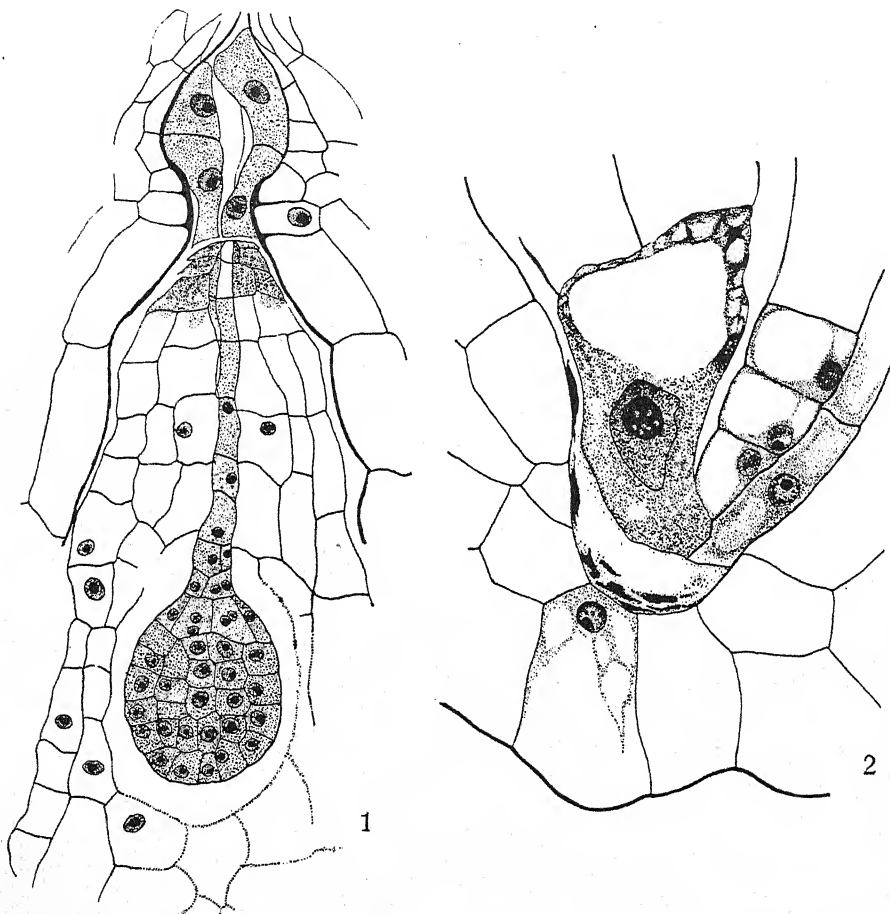


Abb. 43. *Ramondia Nathaliae*. Fig. 1. Mikropylarer Teil des Embryosackes, einige Zeit nach der Befruchtung; oben mikropylares Haustorium mit deutlich hypertrophierten Kernen; an der Übergangsstelle zum zentralen Endosperm Zellen mit dichtem, stark färbbarem Zytoplasma; Embryo durch einen langen Suspensor in das zentrale Endosperm versenkt. — Fig. 2. Chalazales Endospermhaustorium, einzellig, mit sehr großem, hypertrophiertem Kern. Nach GLIŠIĆ. Vergr.: Fig. 1 380 fach, Fig. 2 840 fach.

weiterer Teilungsschritt stattfindet. In den übrigen *Veronica*-Sektionen wird ein ungeteiltes zweikerniges Haustorium gebildet. Dieses ist bald pfriemförmig und plasmareich (sect. *Beccabunda*), bald sackartig und inhaltsarm (sect. *Hebe*) oder es weist meist einen lateralen Ast auf (sect. *Chamaedrys*). Zweifellos dürfte die längsgeteilte primäre chalazale Endospermzelle das in der Gattung *Veronica* — so weit wenigstens bekannt — primitivste Verhalten vorstellen; das Vermögen zur Zellteilung

ist noch erhalten, nur der Zellinhalt läßt hier die haustorielle Differenzierung erkennen. In den anderen Fällen zeigt die primäre chalazale Zelle nur mehr das Vermögen der Kernteilung; ihre Entwicklungsfähigkeit nimmt eine ganz andere Richtung, sie äußert sich in starkem Wachstum und vielfach auch in der Ausbildung usw. Die Beschaffenheit der Kerne kann vielleicht nur die Folge starker Nahrungszufuhr, eine rein physiologisch bedingte Hypertrophie, wahrscheinlich aber der Ausdruck erhöhter Aktivität sein, wie er sich bei Kernen in drüsigen Organen häufig findet.

In solchen Verwandtschaftskreisen, in denen schon durch die erste Teilung eine chalazale Zelle abgesondert wird, die zu einem basalen Haustorium wird, tritt vielfach auch ein mikropylares Endospermhaustorium auf, das aber etwas später angelegt wird. Bei aller Variabilität, wie sie z. B. nach SCHMID (1906) innerhalb der Scrophulariaceae herrscht, ist doch der eine Zug gemeinsam, daß die Bildung des mikropylaren Haustoriums in derjenigen Region stattfindet, wo die Mantelschicht, die den Embryosack größtenteils umgibt, aufhört. Dort ist vermutlich die Innenkutikula resorbiert und findet eine reichliche Zufuhr von Nährstoffen durch die Vermittlung des Integumentes zum Embryosack statt. Was die Ausbildung des Mikropylarhaustoriums der Scrophulariaceae im besonderen betrifft, so finden wir als primitivste Ausbildung vier durch Längswände getrennte, einkernige Zellen (*Verbascum*, *Scrophularia*, *Digitalis*). Bei *Alectorolophus hirsutus* werden zwei zweikernige Zellen angelegt, die sich in späteren Stadien zu einem mächtigen Mikropylarhaustorium entwickeln. Dabei tritt die eigentümliche Erscheinung auf, daß die trennende Membran der beiden Zellen in ihrem oberen Teile durchbrochen wird und darauf der Kern der einen in die andere Zelle hinüberwandert, die einen mächtigen Auswuchs gegen den Funikulus zu getrieben hat. „Offenbar ist diese Auflösung der Membran eine Folge der durch die Aussackung vermittelten reichen Nahrungszufuhr. Man könnte sich denken, daß diese einen Reiz auch auf das Protoplasma der benachbarten Zelle ausübe und dieses zu einem Vordringen in dieser Richtung und Auflösen der dünnen trennenden Wand anrege“ (SCHMID 1906, S. 224). *Lathraea* zeigt ein variables Verhalten, indem hier entweder zwei zweikernige oder eine vierkernige mikropylare Haustorialzelle gebildet wird. Konstant ein einzelliges Mikropylarhaustorium mit vier hypertrophierten Kernen finden wir bei *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia*. Vgl. auch Abb. 42, Fig. 1, Abb. 44, Fig. 1, 2.

Eine besonders bemerkenswerte Ausbildung zeigt das mikropylare Haustorium zahlreicher Labiaten (SCHNARF 1917a). Dem ersten Endospermteilungsschritt, der unter Bildung einer Querwand stattfindet, folgt die Ausbildung der chalazalen Zelle zu einem Haustorium, das zweikernig und ziemlich mächtig entwickelt ist bei *Stachys* (vgl. Abb. 37, Fig. 7, 8), *Ballota*, *Satureja*, *Brunella*, *Salvia* u. a.; bei *Lamium* und *Galeopsis* ist es gerade nur angedeutet und macht den Eindruck eines reduzierten Organs. In der primären mikropylaren Zelle kommt es zur Zellbildung, die entweder durch die Bildung einer längs- oder quergestellten Wand eingeleitet wird. Die Zellbildung geht nun nur in dem von der Mantelschicht umschlossenen Teil des Embryosackes vor sich; in der mikropylaren Erweiterung desselben, die nicht mehr von der

Mantelschicht umgeben ist, treten freie Endospermkerne auf (vgl. Abb. 37, Fig. 7, 8). Dieser Abschnitt wird zu einem mehr oder weniger mächtigen Haustorium. Er ist verhältnismäßig klein und zweikernig bei *Brunella*, *Satureja*, *Mentha* und *Thymus*, ebenso bei *Salvia pratensis*, nur daß hier ein gegen den Funikulus zu gerichteter kurzer Seitenast entsteht; eine sehr mächtige Ausbildung erlangt das mikropylare Haustorium bei *Lamium*, *Ballota* und *Stachys*, wo es vielkernig wird. Bei *Galeopsis* ist es innerhalb der Sektion *Tetrahit* vier-, in der Sektion *Ladanum* auch mehrkernig und treibt einen Schlauch, welcher das Integument durchbricht und in den innersten Winkel der Fruchtknotenhöhle hineinwächst (Abb. 44, Fig. 4—7). Extraovuläre Haustorien dürften übrigens auch bei anderen Labiataen auftreten, wie aus einzelnen Abbildungen bei TULASNE (1855) hervorgeht, sie sind auch bei *Veronica*-Arten (BUSCALIONI 1893b, SCHMID 1906) bekannt. Bemerkenswert ist, daß bei den Labiataen, wo beiderlei terminale Haustorien angelegt werden, ein gewisser Vikariismus zwischen dem mikropylaren und dem chalazalen Haustorium besteht; zunächst insofern, als sich das erstere um so stärker entwickelt, je weniger das letztere ausgebildet ist, ferner erreicht das erstere den Höhepunkt seiner Entwicklung zu einer Zeit, da das letztere schon wieder degeneriert ist.

Zwischen den beiden terminalen Haustorien entwickelt sich bei den zuletzt besprochenen Familien ein mächtiger endospermaler Zellkörper, in welchem der sich entwickelnde Keimling eingebettet ist. Sobald dieses „eigentliche“ Endosperm eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht hat, wird es vielfach gegen die Haustorien zu, wie wir annehmen dürfen, abgeschlossen. Namentlich an der Grenze zwischen dem Endospermkörper und dem mikropylaren Haustorium bildet sich ein sehr augenfälliger Abschluß dadurch, daß hier lokales Wachstum des umgebenden Integumentgewebes eine Einschnürung hervorruft, für welche in der Literatur vielfach der Ausdruck Isthmusbildung gebraucht wird. Sie ist bei verschiedenen Labiatae, z. B. *Stachys* (vgl. Abb. 37, Fig. 8), *Galeopsis* (vgl. Abb. 44, Fig. 4; SCHNARF 1917a), bei Scrophulariaceae, z. B. *Veronica agrestis* und *persica* (MEUNIER 1897), *Lathraea squamaria* (HOFMEISTER 1859), bei Bignoniaceae, z. B. *Catalpa syriaca* (HOFMEISTER 1859) u. a. beobachtet. In anderen Fällen bleibt eine breite Berührungsfläche zwischen dem Haustorium und dem eigentlichen Endosperm erhalten. Es dürfte da wohl zu einem Abschluß des letzteren durch Verkorkung der an der Grenze gelegenen Zellwände kommen, wie es für *Trapella sinensis* (OLIVER 1888) und *Byblis gigantea* (LANG 1901) nachgewiesen wurde.

Ähnliche Verhältnisse, wie sie bei den Scrophulariaceae und Labiatae auftreten, sind bei einzelnen Gesneriaceae bekannt. Bei *Klugia zeylanica* (SCHNARF 1921b), *Ramondia*-Arten (GLIŠIČ 1924) und *Corytholoma cyclophyllum* (V. LAURENT 1923) wird durch die erste Teilung eine chalazale Endospermzelle abgegrenzt, welche ohne Teilung zu einem einkernigen Haustorium wird und tief in die Chalaza hinabreicht. Aus Endospermzellen der Mikropylarregion entsteht ein zwar nicht großes, aber deutlich ausgeprägtes, längsgeteiltes mikropylares Haustorium (vgl. Abb. 43).

Von den Lentibulariaceae sei *Utricularia vulgaris* als Beispiel angeführt. Wie bei zahlreichen Scrophulariaceae, entsteht hier nach

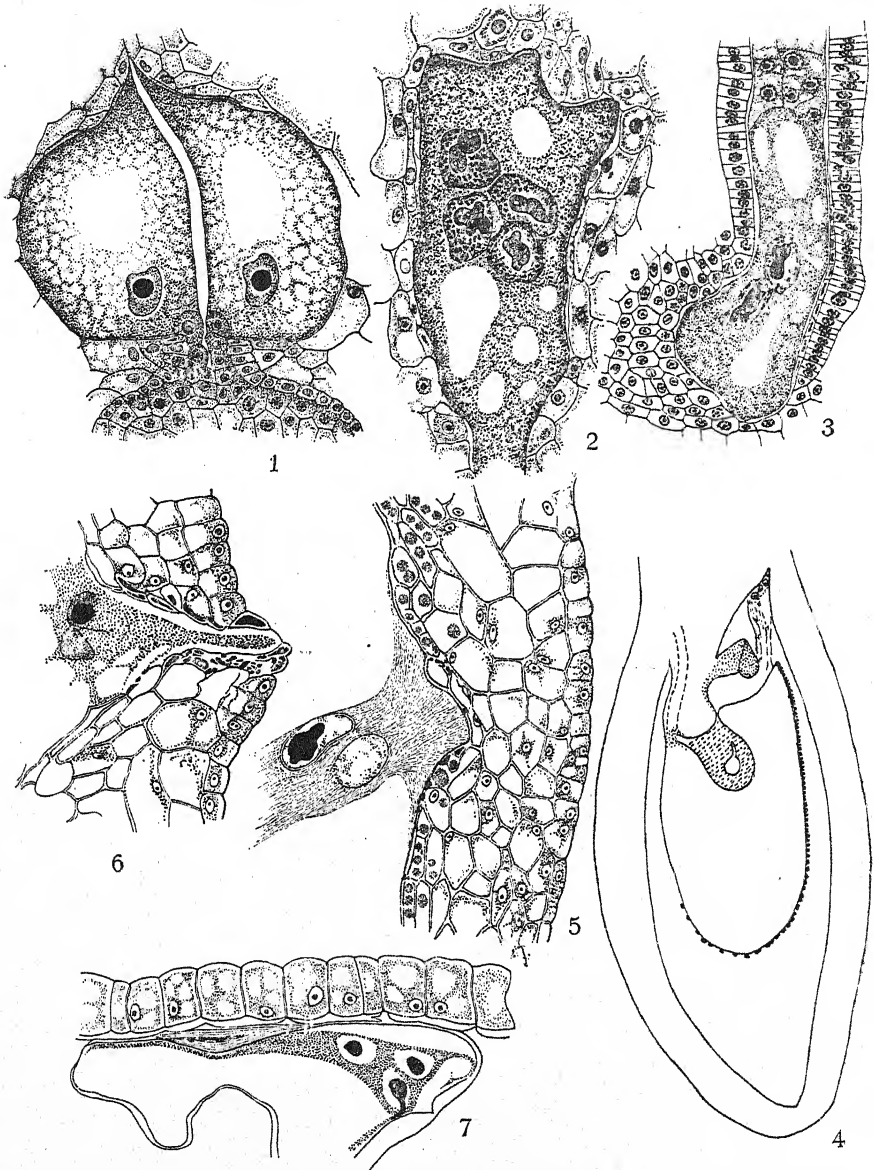


Abb. 44. Fig. 1. *Veronica chamaedrys*, mikropylares Endospermhaustorium. — Fig. 2. *Digitalis purpurea*, mikropylares Endospermhaustorium. — Fig. 3. *Tozzia alpina*, chalazales Endospermhaustorium. — Fig. 4—7. Bildung des extraovulären Haustorialschlauches bei *Galeopsis* sect. *Tetrahit*. Fig. 4. Übersichtsbild des Längsschnittes durch ein Fruchtfach mit Samenanlage; Embryosack im unteren Teile mit Endospermzellen (schräg gestrichelt) und Embryo; aus dem oberen Teile des Embryosackes ist der Haustorialschlauch durch das Integument hindurchgewachsen und hat den Winkel des Fruchtknotenfaches erreicht; die verholzte Partie des Integumentes in der Gegend der Mikropyle ist durch Punktierung gekennzeichnet. Fig. 5. Beginnende Durchbrechung des Integumentes. Fig. 6. Durchbruch durch das Integument eben vollendet. Fig. 7. Verbreitetes Ende des extraovulären Haustorialschlauches, dem Endokarp anliegend. — Fig. 1—3 nach SCHMID, Fig. 4—7 nach SCHNARF. — Verg.: Fig. 1, 5, 6 390 fach, Fig. 2, 3 300 fach, Fig. 4 30 fach, Fig. 7 360 fach.

WYLIE und YOCOM (1923) aus der primären chalazalen Zelle ein zweikerniges Haustorium, welches die chalazalen Zellschichten aufzehrt und bis zu den Epidermiszellen vordringt (vgl. Abb. 42, Fig. 3). Selbst diese werden angegriffen und schrumpfen, so daß die reifen Samen in der Chalazagegend eine Öffnung in der Samenschale aufweisen. Das mikropylare Haustorium wird schon vom Embryosack angelegt (vgl. S. 358) und dringt vor der Befruchtung durch die Mikropyle und etwas in das gegenüberliegende „Nährgewebe“ der Plazenta ein. Nach der Entstehung des zellularen Endosperms beginnt eine zweite Phase in der Entwicklung des mikropylaren Haustoriums. Zwei Endospermkerne treten in den Haustorialraum ein, welcher anfangs gegen das kleinzellige, plasmareiche Plazentagewebe deutlich abgegrenzt ist. Dann aber verschwindet diese scharfe Grenze, während gleichzeitig auch die Zellen des Nährgewebes größtenteils ihre Selbständigkeit verlieren. Es bildet sich eine gemeinsame synzytische Plasmamasse, in welcher die freigewordenen Gewebekerne verschiedene Form und Größe aufweisen. Sie können sich etwas vergrößern und anscheinend auch verschmelzen. Sie sind aber deutlich von den beiden hypertrophierten Endospermkernen verschieden, welche in späteren Stadien Zerfallteilung erfahren. Schließlich schrumpft das mikropylare Haustorium, eine leere Grube auf der Plazenta hinterlassend, und das anliegende Endospermgewebe bildet einen vermutlich verkorkten Verschuß der vom Haustorium gebildeten Öffnung der Samenschale aus (vgl. auch MERL 1915).

Unter den hinsichtlich der Endospermentwicklung so mannigfaltigen Hydrophyllaceae fand SVENSSON (1925) bei *Nemophila insignis* und *aurita* ein einkerniges chalazales Haustorium, das ebenfalls schon durch die erste Endospernteilung angelegt wird und — wenigstens bei *insignis* — einen kräftigen lateralen Ast ausbildet (Abb. 39, Fig. 4). Außerdem wird ein einzelliges mikropylares Endospermhaustorium erzeugt.

Bei verschiedenen Loasaceae treten ebenfalls terminale Endospermhaustorien auf. Wenn wir auch die Zellteilungsfolge bei der Entwicklung des Endosperms hier nicht kennen, so geht aus den Angaben KRATZERS (1918) hervor, daß sie mindestens sehr frühzeitig angelegt werden. Bemerkenswert ist die Angabe, daß die Haustorien hier schon zum Teil vor der Befruchtung gebildet werden und dann erst Kerne des Endosperms erhalten, ein Umstand, der es erschwert zu entscheiden, ob Endosperm- oder Embryosackhaustorien vorliegen. Selbst hyphenartige Ausstülpungen, die die Haustorien in das umgebende Gewebe entsenden, werden z. T. schon vor der Befruchtung angelegt. Die Haustorien zeigen insofern verschiedenes Verhalten, als in ihnen entweder freie Kerne oder bisweilen mehrkernige Zellen gebildet werden.

Bei *Buddleia* beschreibt DOP (1913) ein kleines chalazales vierteiliges Endospermhaustorium. Außerdem treten in dem oberhalb der Mantelschicht liegenden, erweiterten Abschnitt des Embryosackes vier nebeneinander liegende Zellen auf, die sich nicht weiter teilen, einkernig bleiben und in das benachbarte Integumentgewebe handförmig verzweigte Fortsätze entsenden.

Von anderen Fällen, wo schon durch die erste Endospermzellteilung ein chalazales Haustorium angelegt wird, seien nur noch kurz einige erwähnt. Bei *Thesium* (GUIGNARD 1885b) und *Myzodendron* (SKOTTSBERG 1913, 1914) wächst die primäre chalazale Zelle zu einem langen

Schlauch aus, der tief in die Plazenta eindringt und immer nur einen Kern enthält. Nicht diese Form, aber doch eine ausgesprochen haustorielle Beschaffenheit nimmt die primäre chalazale Endospermzelle bei *Arisaema triphyllum* an (PICKETT 1913, 1915). Ihr Kern hypertrophiert (100 bis 110 μ Durchmesser!) und erfährt in späten Stadien Fragmentation. Bemerkenswert ist die um ihn sich anhäufende Masse von Leukoplasten, welche Stärke ausbilden und auch nach der Desorganisation des Kernes aktiv erscheinen. Vgl. ferner die Angaben bei JACOBSSON-PALAY (1920a) über *Arum maculatum*.

Bei den bisher besprochenen Formenkreisen sahen wir sehr häufig, daß das chalazale Haustorium, das schon bei der ersten Endospermteilung entsteht, einzellig bleibt, allenfalls zweikernig wird und sich zu bedeutender Größe entwickelt. Mit diesem Verhalten stimmt die bei der helobialen Endospermbildung entstehende Basalzelle vielfach überein. Auch dann, wenn aus ihr keine einem typischen Haustorium vergleichbare Bildung hervorgeht, bestehen Gründe, ihr eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzuerkennen. Bei *Saxifraga granulata* (vgl. JUEL 1907) ist sie zu einer Zeit, da das zentrale Endosperm noch ziemlich inhaltsarm ist, durch reichliches und dichtes Zytoplasma ausgezeichnet. „Die dem Embryosack zugeführten Nährstoffe wurden also hier aufgespeichert, und zwar in einem Entwicklungsstadium, wo das zentrale eigentliche Endosperm wegen der in ihm stattfindenden Zellteilungen für die Ablagerung von Reservestoffen wahrscheinlich wenig geeignet ist.“ Es gibt aber auch genug Fälle, wo die Basalzelle eines helobialen Endosperms einem typischen chalazalen Haustorium eines zellularen Endosperms außerordentlich nahesteht, wo wenigstens Einstellung der Zellteilung, Hypertrophie der Kerne, Plasmareichtum ebenso ausgeprägt ist wie in einem solchen. Die Isthmusbildung, die bei zellularen Endospermen häufig die Abschnürung des eigentlichen Endosperms vom Haustorium in einem späteren Stadium herbeiführt, ist interessanterweise ebenfalls bei einem helobialen Endosperm beobachtet, nämlich bei *Linum*. Hier wurde die helobiale Endospermentwicklung durch SCHÜRHOFF (1924b) nachgewiesen und die zu einem mehrkernigen Haustorium werdende Basalzelle wird hier in späteren Stadien durch Isthmusbildung abgeschnürt. Der Abschnürungsvorgang ist längst bekannt und zuerst von HEGELMAIER (1891) genauer beschrieben worden.

Während bei den bisher besprochenen Pflanzenfamilien das chalazale Haustorium sehr früh, nämlich im Anschluß an den ersten Endospermteilungsschritt gebildet wird, kommt es bei den Ericaceae und einigen verwandten Familien erst nach der Durchführung einiger Zellteilungs-schritte zur Ausbildung der terminalen Haustorien, die für diesen Verwandtschaftsbereich geradezu charakteristisch sind (vgl. PELTRISOT 1904a, b, ARTOPOEUS 1903, N. E. STEVENS 1911, 1919, SAMUELSSON 1913). VAN WISSELINGH (1918—24, 15. Bijdrag 1923) hat die Kutikularverhältnisse bei *Clethra*, *Pirola*, *Ledum*, *Rhododendron*, *Andromeda*, *Arctostaphylos*, *Vaccinium*, *Calluna* und *Erica* untersucht und aus seinen Befunden geht hervor, daß anfangs eine Innenkutikula gebildet wird, die aber später um den Mikropylarkanal und um den obersten Teil des Embryosackes herum verschwindet. Es ist daher die Innenkutikula am mikropylaren und am chalazalen Ende des Embryosackes unterbrochen und damit die Voraussetzung für die Entstehung terminaler Haustorien

gegeben. Diese sind nach SAMUELSSON (1913) anfangs mehrzellig, vielleicht besteht das Chalazahaustorium hier und da nur aus einer Zelle. Jede Zelle ist anfangs einkernig. Zwischen den benachbarten Zellen werden die Wände resorbiert und ihre Kerne können sich teilen, auch amitotisch. „Auf dem Höhepunkt der Entwicklung besteht somit jedes Haustorium aus einem einzigen Zelleib oder richtiger aus einem Teile eines solchen, der durch einen engen Kanal mit dem zentralen Endosperm in Verbindung steht.“ Die Kerne sind in diesem Stadium deutlich hypertrophiert. Die Degeneration der Haustorien beginnt mit dem Zeitpunkt, da der kugelige Embryo sein Volumen in auffallender Weise vergrößert (PELTRISOT 1904 b). —

Es gibt Fälle, in denen gewissermaßen zwei Generationen von Haustorien auftreten, z. B. bei *Globularia cordifolia*. Nach BILLINGS (1901) entstehen zunächst terminale Haustorien, die den bei den Scrophulariaceae häufig vorkommenden entsprechen dürften, da sie schon im Verlaufe der ersten Zellteilungen angelegt werden. Das mikropylare Haustorium wächst aus der Mikropyle heraus und treibt vier, später mehr fadenförmige extraovuläre Auswüchse; das chalazale erzeugt einen seitlichen Ast. In einem späteren Stadium, da diese — primären — Haustorien bereits ihre Tätigkeit eingestellt haben, erzeugt der Endospermkörper Schläuche, welche in das Gewebe der Chalaza hinabwachsen. Hier sei ferner erwähnt, daß auch LANG (1901) an *Byblis gigantea* die Bildung ähnlicher sekundärer Haustorien beobachtet hat. In einem späten Entwicklungsstadium ist hier eine kugelige, den jungen Embryo bergende Endospermmasse vorhanden, an deren Enden sich zwei in früheren Stadien wirksame Haustorien befinden, die gegen das eigentliche Endosperm durch Isthmusbildung abgeschnürt werden. In der Gegend dieser Abschnürungen nun bilden die Endospermzellen hyphenartige Wucherungen aus, die in das umgebende Endosperm hineinwachsen. Vgl. ferner die Angaben bei SCHMIDT (1906, S. 204) über *Veronica chamaedrys*.

Auch bei nuklear angelegten Endospermen können in späteren Stadien, da schon längst Zellbildung eingetreten ist, solche sekundäre Endospermhaustorien auftreten. So fand D. M. MOTTIER (1898) bei *Lilium candidum*, daß sich Endospermzellen der Chalazagegend durch dichteren Inhalt und Zellteilungen bemerkbar machen. Hier senden sie dann kurze unregelmäßige Schläuche in das Gewebe der Chalaza hinein, welche der Autor mit den Fußzellen des Sporogons von *Anthoceros* vergleicht.

Diese zuletzt genannten Haustorien können ohne Zweifel mit Recht den vorher besprochenen als sekundäre gegenübergestellt werden. Sie sind durch ihr spätes Auftreten charakterisiert und ferner scheint für sie die Bildung hyphenartiger Auswüchse typisch zu sein, während die primären Endospermhaustorien im allgemeinen sehr große Zellen sind. Die Zahl der in der Literatur beschriebenen sekundären Haustorien ist sehr gering, was wohl nur zeigt, daß diese späten Endospermstadien wenig Beachtung gefunden haben. —

Eine in zahlreichen Endospermhaustorien beobachtete Erscheinung besteht darin, daß in ihnen in späteren Stadien Zellulosebalken oder Zellulosefäden auftreten. TISCHLER (1899), der diese Strukturen zuerst in ihrer Entwicklung an *Pedicularis silvatica* und *palustris* näher ver-

folgte, kam zu der Anschauung, daß im Innern von Zytoplasmasträngen einzelne stark lichtbrechende Körnchen entstehen, die sich zu Balken vereinigen und dann durch Anlagerung weiter wachsen. Durch Anschluß solcher Bildungen an die Zellwand kann diese in gleicher Weise eine Verdickung erfahren. Der Substanz nach liegt Zellulose vor, die stark mit Pektin imprägniert und gegen Säuren sehr resistent ist. DOP (1914), der sich in neuerer Zeit mit der Entstehung der Zellulosebalken befaßt hat, nimmt z. T. eine etwas andere Entwicklung an. Es treten im Plasma Chondriosomen in Form von Körnchen auf. Diese vergrößern sich und bilden sich teilweise zu Plastiden um, in deren Innerem sich stark mit Pektose imprägnierte Körnchen ausbilden. Diese wachsen wie Stärkekörnchen im Kontakt mit Leukoplasten. Die Zellulosekörner vereinigen sich entweder mit der Membran der Haustorien oder untereinander zu Fäden oder zu Bälkchen. Derlei Bildungen sind in zahlreichen Haustorien bekannt, so bei *Veronica hederifolia* (BUSCALIONI 1893 b, MEUNIER 1897), *agrestis*, *triphyllos*, *arvensis* (MEUNIER 1897), *persica* (DOP 1914), *Pedicularis silvatica* (HOFMEISTER 1859, SCHMID 1906), *recutita* (SCHMID 1906), *Alectorolophus hirsutus* (SCHMID 1906), *Digitalis purpurea*, *ambigua* (SCHMID 1906), *Plantago lanceolata* (BUSCALIONI 1892, HOFMEISTER 1859), *Vaccinium vitis idaea* (SAMUELSSON 1913), *uliginosum* (PELTRISOT 1904 b, SAMUELSSON 1913), *Calluna vulgaris* (PELTRISOT 1904 b), *Pieris japonica* (PELTRISOT 1904 b), *Lebetanthus americanus* (SAMUELSSON 1913), *Empetrum nigrum* (SAMUELSSON 1913), *Heliotropium europaeum* (SVENSSON 1925), *Stylidium adnatum* (BURNS 1900), *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914), *Burmanna candida*, *Championii* (ERNST und BERNARD 1912) u. a.

Das Aussehen dieser Zelluloseausscheidungen ist verschieden. Während in manchen Fällen ein äußerst dichtes, zierlich verzweigtes, an das Aussehen der spongiösen Knochensubstanz erinnerndes Netz gebildet wird (vgl. die Abbildungen über *Veronica* bei MEUNIER 1897), fand SCHMID (1906) in den kleinen Mikropylarhaustorien von *Digitalis purpurea* und *ambigua* nur feine Stäbchen. Abb. 37, Fig. 4 auf S. 341 zeigt die Zellstoffausscheidung im mikropylaren Haustorium von *Empetrum*.

Über die Bedeutung der Zellulosebalken, -fäden und -netze im Innern der Haustorialbildung kann kaum ein abschließendes Urteil gegeben werden. SCHMID (1906) denkt an eine mechanische Funktion, an die Ausbildung einer Art stützenden Skelettes für die weiten Zellen, wie es meist die Haustorien sind. Diese teleologische Deutung steht wohl kaum im Einklang mit der sich jedem Beobachter aufdrängenden Auffassung, daß die Haustorien als sehr mechanisch wirksame Organe in das Gewebe der Umgebung eindringen und wohl kaum als sehr turgeszente Zellen eines stützenden Skelettes bedürfen. Viel eher kann man sich der Ansicht anschließen, daß die Haustorien gut ernährte Zellen sind und daher in ihnen oft ein Teil der zugeführten Nährstoffe in fester Form abgeschieden wird. Die Zellstoffbalken sind gewissermaßen eine Alterserscheinung, die in späteren Entwicklungsstadien in den Haustorien auftritt. Diese Ansicht ist nicht neu; sie wird von DOP (1913 b, 1914) vertreten, der in der Entwicklung des mikropylaren Haustoriums von *Veronica persica* zwei Zeitabschnitte unterscheidet: 1. den der Aktivität („activité cymogène, où seule la chromatin semble jouer un rôle active“) und 2. den des Alters („senilité, caractérisée

par la dégénérescence de la chromatine et le maximum du nucléole dont la substance servirait à l'élaboration des granulations cellulodiques"). Auf die Frage, warum die Ablagerung in der Form von Zellstoff und Pektin erfolgt, wissen wir vorläufig keine Antwort.

6. Verbreitung der Haupttypen der Endospermentwicklung und der Endospermhaustorien im System der Angiospermen

Die folgende nach WETTSTEINS (1924) System geordnete Zusammenstellung verwertet und ergänzt die von verschiedenen Autoren veröffentlichten ähnlichen Zusammenstellungen, insbesondere von JACOBSSON-STIASNY (1914a), SAMUELSSON (1913), DAHLGREN (1923), SCHÜRHOFF (1924a).

Verwendete Abkürzungen: Nu E = nukleares Endosperm, Ze E = zelluläres Endosperm, He E = helobiales Endosperm.

Casuarinaceae. Nu E *Casuarina suberosa*, *Rumphiana*, *glauca* (TREUB 1891), *stricta* (FRYE 1903). (Über die unwahrscheinliche Angabe TREUBS, daß die Endosperm-bildung schon vor der Befruchtung beginnt, vgl. S. 322.)

Betulaceae. Nu E *Betula alba* (NAWASCHIN 1894a), *Corylus avellana* (NAWASCHIN 1899c), *Alnus alnobetula* (WOLPERT 1910), *Carpinus betulus* (BENSON, SANDAY und BERRIDGE 1906).

Fagaceae. Nu E *Quercus velutina* (CONRAD 1900).

Myricaceae. Nu E *Myrica Lobii* (TREUB 1901).

Leitneriaceae. Nu E *Leitneria floridana* (PFEIFFER 1902).

Juglandaceae. Nu E *Juglans regia*, *nigra* (NAWASCHIN und FINN 1913), *Juglans cordiformis*, *Carya amara*, *tomentosa*, *Pterocarya fraxinifolia* (KARSTEN 1902).

Salicaceae. Nu E *Populus canadensis*, *tremula* (GRAF 1921), *Salix petiolaris*, *glaucophylla*, *tristis*, *cordata* (CHAMBERLAIN 1897).

Moraceae. Nu E *Dorstenia drakeana*, *contrayerva* (MODILEWSKI 1908a), *Ficus Carica* (LONGO 1905b, TISCHLER 1913), *hirta* (TREUB 1902), *Rozburghii* (CUNNINGHAM 1889).

Cannabaceae. Nu E *Cannabis sativa* (BRIOSI und TOGNINI 1894, MODILEWSKI 1908a), *Humulus lupulus* (WINGE 1914, TOURNOIS 1914), *japonicus* (MODILEWSKI 1908a).

Ulmaceae. Nu E *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905), *Celtis occidentalis* (MODILEWSKI 1908a).

Urticaceae. Nu E *Urtica cannabina*, *pilulifera*, *urens* (MODILEWSKI 1908a), *dioica* (MODILEWSKI 1908a, STRASBURGER 1910a), *Urtica baccifera*, *Laportea moroides*, *Parietaria officinalis*, *Fleurya aestuans* (MODILEWSKI 1908a), *Elatostema sessile* (MODILEWSKI 1908a, STRASBURGER 1910a). — MODILEWSKI fand bei *Urtica pilulifera* und *cannabina* an der Basis des Endospermwandbelag mächtig entwickelt und z. T. mit hypertrophierten Kernen; bei *dioica* fehlte ein solcher nuklearer Basalapparat und bei *urens* war er nur schwach angedeutet.

Piperaceae. Nu E *Piper medium*, *aduncum*, *Betel* var. *monoicum* (JOHNSON 1902c, 1910). — Ze E *Heckeria umbellata*, *peltata* (JOHNSON 1902c), *Peperomia hispidula* (JOHNSON 1907, 1914), *pellucida* (JOHNSON 1900c, 1902a, CAMPBELL 1901), *reflexa*, *verticillata* (FISHER 1914).

Saururaceae. Ze E *Saururus cernuus* (JOHNSON 1900a, 1907), *Houttuynia cordata* (JOHNSON 1907, SHIBATA und MIYAKE 1908), *Anemoniopsis* sp. (JOHNSON 1907). — Bei sämtlichen Arten wird eine große haustorielle Basalzelle gebildet.

Chloranthaceae. Ze E *Hedyosmium nutans*, *arborescens* (JOHNSON 1907, EDWARDS 1920).

Lacistemonaceae. Nu E *Lacistema myricoides* (JOHNSON 1907).

Santalaceae. Ze E *Thesium alpinum* (HOFMEISTER 1859), *divaricatum* (GUIGNARD 1885b), *Osyris alba* (GUIGNARD 1885b), über das chalazale Haustorium vgl. S. 368 und Abb. 14 auf S. 128.

Myzodendraceae. Ze E *Myzodendron punctulatum* (SKOTTSBERG 1913, 1914); die primäre chalazale Zelle wird zu einem schlauchförmigen, langen, einkernigen Haustorium; vgl. S. 368.

Loranthaceae. Ze E *Lepidoceras Kingii* (HOFMEISTER 1859), *Loranthus europaeus* (HOFMEISTER 1858, 1859), *sphaerocarpus* (TREUB 1885), *Viscum album* (HOFMEISTER 1858, 1859, SCHÜRHOFF 1922b, PISEK 1922, 1923).

Balanophoraceae. Ze E *Helosia guyanensis* (HOFMEISTER 1859, CHODAT und BERNARD 1900), *Helosia mexicanus*, *Langsdorffia hypogaea*, *Sarophyte sanguinea*, *Phyllocoryne jamaicensis* (HOFMEISTER 1859), *Balanophora elongata* (TREUB 1898, ERNST 1914), *dioica*, *polyandra*, *involuta*, *fungosa* (HOFMEISTER 1858, 1859).

Cynomoriaceae. Ze E *Cynomorium coccineum* (HOFMEISTER 1858, 1859, PIROTTA und LONGO 1901).

Polygonaceae. Nu E *Rumex salicifolius*, *verticillatus* (FINK 1899), *setosus*, *hispanicus*, *arifolius*, *acetosella* (ROTH 1907), *crispus* (DUDGEON 1918), *Emex spinosa* (DAHLGREN 1916), *Fagopyrum esculentum* (HEGELMAIER 1885, STEVENS 1912a), *Oxyria digyna* (DAHLGREN 1916), *Polygonum bistorta* (SOLTWEDEL 1882), *persicaria* (HEGELMAIER 1885, WOODCOCK 1914), *capitatum* (DAHLGREN 1916), *aviculare* (LONAY 1922a), *Koenigia islandica* (HAGERUP 1926). — Bei *Polygonum persicaria* beschreibt WOODCOCK einen nuklearen, in einer deutlichen Ausstülpung gelegenen Basalapparat, der in die Endospermzellbildung nicht einbezogen wird.

Chenopodiaceae. Nu E *Chenopodium bonus Henricus* (HEGELMAIER 1885), *Atriplex hortensis* (COHN 1914), *Habitzia tamnoides* (DAHLGREN 1916), *Corispermum nitidum*, *Salsola kali*, *Kochia scoparia* (HEGELMAIER 1885), *Beta vulgaris* (ARTSCHWAGER 1927, OKSIJUK 1927).

Amarantaceae. Nu E *Amarantus blitum*, *crassipes*, *crispus*, *emarginatus*, *silvestris*, *retroflexus* (DAHLGREN 1916), *Celosia argentea* (GUIGNARD 1882a).

Thelygonaceae. Nu E (wahrscheinlich!) *Thelygonum cynocrambe* (SCHNEIDER 1914).

Phytolaccaceae. Nu E *Phytolacca decandra* (HEGELMAIER 1885, LEWIS 1905), *americana* (WOODCOCK 1925).

Nyctaginaceae. Nu E *Oxybaphus nyctagineus* (HEGELMAIER 1885), *viscosus* (ROCÉN 1927), *Mirabilis jalapa* (HOFMEISTER 1858, HEGELMAIER 1885, ROCÉN 1927), *longiflora* (HEIMERL 1887).

Aizoaceae. Nu E *Mesembryanthemum linguiformis* (HUBER 1924), *pseudotruncatellum* (W. SCHMID 1925).

Cactaceae. Nu E *Cereus*, *Echinops*, *Echinocactus*, *Epiphyllum*, *Mamillaria*, *Opuntia*, *Phyllocactus*, *Rhipsalis* (D'HUBERT 1896).

Portulacaceae. Nu E *Talinum patens*, *Montia rivularis*, *Portulaca grandiflora* (DAHLGREN 1916), *Claytonia virginica* (COOK 1903a, WOODCOCK 1926), *Calandrinia caulescens*, *Claytonia perfoliata*, *Portulaca oleracea*, *Montia rivularis*, *Anacampteros arachnoides* (ROCÉN 1927).

Basellaceae. Nu E *Basella alba* (DAHLGREN 1916, ROCÉN 1927).

Caryophyllaceae. Nu E *Herniaria glabra*, *Spergula canina*, *Scleranthus annuus*, *Alsine biflora*, *Arenaria trinervia*, *Drymaria cordata*, *Sagina maritima* (DAHLGREN 1916), *Sagina procumbens* (SOUÈGES 1924b), *Stellaria holostea* (HEGELMAIER 1885), *media* (GIBBS 1907), *Agrostemma githago* (HEGELMAIER 1885, COOK 1903b), *Melandrium vespertinum* (HEGELMAIER 1885), *affine* (DAHLGREN 1916), *Silene conoidea*, *Vaccaria vaccaria* (COOK 1909c), *Saponaria officinalis*, *Gypsophila perfoliata*, *Tunica saxifraga* (DAHLGREN 1916)¹⁾. — Über Divertikelbildung des Embryosackes vgl. S. 357.

Euphorbiaceae. Nu E *Hevea brasiliensis* (C. HEUSSER 1919), *Ceramanthus* sp., *Pedilanthus tillymaloides*, *Glochidion* sp. (ARNOLDI 1912), *Manihot dichotoma* (SCHÜRHOFF 1924b), *Euphorbia Preslii* (WENIGER 1917), *nicaeensis*, *platyphylla* (SCHÜRHOFF 1924b), *procera* (MODILEWSKI 1909b, 1910), *lathyris*, *meliformis*, *salicifolia*, *globosa*, *cyparissias*, *corolloides*, *variegata*, *helioscopia*, *Gerardiana*, *Ipecacuanha*, *heterophylla* (MODILEWSKI 1910), *lathyris* (HEGELMAIER 1885), *dulcis* (CARANO 1926). — Bei *Euphorbia*-Arten nuklearer Basalapparat mit hypertrophierten Kernen (MODILEWSKI 1909b, 1910, vgl. auch SCHÜRHOFF 1924b).

Buxaceae. Ze E *Buxus sempervirens* (SAMUELSSON 1913, S. 136).

Callitrichaceae. Ze E *Callitriche verna*, *stagnalis*, *hamulata*, *autumnalis* (SAMUELSSON 1913, JÖRGENSEN 1923; vgl. ferner S. 343, Abb. 38)²⁾.

¹⁾ Daß Nu E in der Familie allgemein ist, erweisen auch die ausgedehnten Untersuchungen ROCÉNS (1927). Dieser wies Nu E nach bei: *Agrostemma githago*, *Silene Frywaldskyana*, *Melandrium rubrum*, *Drypis spinosa*, *Lychnis flos Jovis*, *Tunica saxifraga*, *Saponaria cerastioides*, *officinalis*, *Stellaria holostea*, *media*, *Moehringia trinervia*, *Alsine laricifolia*, *Spergula arvensis*, *Drymaria cordata*, *Polycarpon tetraphyllum*.

²⁾ Die Art der Endospermbildung beweist, daß diese Familie nicht in diesen Verwandtschaftskreis der Tricoccae gehört, vgl. ferner die Ausführungen bei JÖRGENSEN (1925) und SCHÜRHOFF (1924b, 1926a).

- Hamamelidaceae. Nu E *Hamamelis virginiana* (SHOEMAKER 1905; vgl. auch S. 331).
- Magnoliaceae. Nu E *Drimys Winteri* (STRASBURGER 1905a). — Ze E *Magnolia virginiana* (MANEVAL 1914).
- Anonaceae. Ze E *Anona Cherimolia* (NICOLOSI-RONCATI 1904), *Asimina triloba* (HERMS 1907), *Uvaria Louii* (VOIGT 1888).
- Myristicaceae. Nu E *Myristica fragrans* (VOIGT 1888).
- Aristolochiaceae. Ze E *Aristolochia clematilis* (HOFMEISTER 1859, KRATZER 1918), *Asarum canadense* (HOFMEISTER 1859), *europaeum* (HOFMEISTER 1858, HEGELMAIER 1886, JACOBSSON-STIASNY 1918).
- Rafflesiaceae. Nu E *Rafflesia Patma* (ERNST und SCHMID 1913), *Pilostyles ingae* (ENDRISS 1902).
- Calycanthaceae. Ze E *Calycanthus occidentalis*, *floridus*, *fertilis* (PETER 1920, SCHÜRHOFF 1923).
- Ranunculaceae. Nu E *Caltha palustris* (JOHN 1907, HEGELMAIER 1885), *Helleborus foetidus* (STRASBURGER 1882b, HEGELMAIER 1885), *Eranthis hiemalis* (HEGELMAIER 1885, HUSS 1906, DAHLGREN 1924), *Nigella arvensis* (HUSS 1906), *saliva* (HEGELMAIER 1885), *Aconitum napellus* (OSTERWALDER 1898), *Myosurus minimus* (STRASBURGER 1897b, SWINGLE 1908, SOUÈGES 1910—14 u. a.), *Batrachium longirostris* (RIDDLE 1905), *Ceratophthalmus falcatus* (GUIGNARD 1882a), *Ranunculus acer* (SCHÜRHOFF 1915), *Ranunculus* verschiedene sp. sp. (HUSS 1906, SOUÈGES 1910—14), *Anemone pulsatilla* (SOUÈGES 1910—14), *Adonis aestivalis* (MELLINK 1881), *autumnalis* (HEGELMAIER 1885, SOUÈGES 1910—14, 1912), *Clematis recta* (SOUÈGES 1910—14).
- Berberidaceae. Nu E *Berberis vulgaris* (HOFMEISTER 1858), *Podophyllum peltatum* (HUSS 1906, LUBLINER 1925 b), *Emodi* (LUBLINER 1925 b).
- Nymphaeaceae. Ze E *Castalia pubescens* (COOK 1906), *ampla* (COOK 1906, 1909a), *Nuphar luteum* (HOFMEISTER 1858, YORK 1904, HEGELMAIER 1886). — He E *Castalia odorata* (COOK 1902), *zanzibarensis* (COOK 1902), *Nymphaea advena* (COOK 1902, SEATON 1908; vgl. auch HEGELMAIER 1886), *Cabomba piauiensis*, *Brasenia purpurea* COOK 1906, 1909). — Bei *Nymphaea advena* und *Castalia odorata* wird die Basalzelle zu einem langen Schlauch, der sich bis zum chalazalen Ende der Samenanlage ausdehnt, wobei er die Zellen des Nuzellus resorbiert (COOK 1902).
- Ceratophyllaceae. Ze E *Ceratophyllum demersum* (HOFMEISTER 1858, DE KLERCKER 1885), *submersum* (STRASBURGER 1902).
- Sarraceniaceae. Ze E *Sarracenia purpurea* (SHREVE 1905, 1906).
- Papaveraceae. Nu E *Eschscholzia* sp. (SHAW 1904), *Glaucium flavum* (HUSS 1906), *Hypsocum procumbens* (GUIGNARD 1903 a, HUSS 1906), *Chelidonium majus* (HUSS 1906), *Bocconia cordata* (HEGELMAIER 1885), *Fumaria officinalis*, *Vaillantii* (HUSS 1906), *Corydalis lutea* (STRASBURGER 1879b), *cava* (STRASBURGER 1882b, TISCHLER 1900), *solida* (HOFMEISTER 1858).
- Tovariaceae. Nu E *Tovaria pendula* (SCHÜRHOFF 1926 b, S. 552).
- Cruciferae. Nu E *Lepidium sativum* (GUIGNARD 1902b, c), *Capsella bursa pastoris* (STRASBURGER 1877, GUIGNARD 1902b, c u. a.), *Alyssum macrocarpum* (RIDDLE 1898), *Draba verna* (VANDENDRIES 1909, BANNIER 1923). — Basale Plasmaanhäufung wohl oft in der Familie vorkommend.
- Resedaceae. Nu E *Reseda alba* (GUIGNARD 1893), *odorata* (STRASBURGER 1880b).
- Moringaceae. Nu E *Moringa oleifera* (RUTGERS 1923).
- Cistaceae. Nu E *Cistus monspeliensis*, *Halimium halimifolium*, *Tuberaria guttata*, *Helianthemum ledifolium*, *Fumana procumbens*, *arabica* (CHIARUGI 1925). — Bei *Halimium halimifolium* und *Fumana arabica* eine dichte Plasmaanhäufung in der Chalazaregion beobachtet.
- Tamaricaceae. Nu E *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912).
- Droseraceae. Nu E *Drosera rotundifolia* (SAMUELSSON 1913, S. 133; PAGE 1912; vgl. auch EICHINGER 1908¹⁾).
- Violaceae. Nu E *Viola odorata* (HOFMEISTER 1858, BLISS 1912), *tricolor* (HOFMEISTER 1858, SACHS 1874), *mirabilis* (HOFMEISTER 1858), *pedata*, *fimbriatula*, *cucullata*, *pubescens* (BLISS 1912), *odorata* × *hirta* (SCHNARF 1922 a).
- Passifloraceae. Nu E *Passiflora suberosa* (KRATZER 1918), *adenophylla* (COOK 1909b).
- Caricaceae. Nu E *Carica papaya* (KRATZER 1918).
- Loasaceae. Ze E *Loasa tricolor* (HOFMEISTER 1859, SOLTWEDEL 1882), *Bartonia aurea* (HOFMEISTER 1849, 1859), *Blumenbachia Hieronymi* (SAMUELSSON 1913, S. 137),

¹⁾ Dagegen hat HOFMEISTER (1858, 1859) Ze E angegeben.

Cajophora lateritia (HOFMEISTER 1859). — KRATZER (1918) fand bei allen von ihm untersuchten Arten terminale Endospermhaustorien, von denen hyphenartige Fortsätze in das benachbarte Gewebe eindringen.

Begoniaceae. Nu E *Begonia tuberosa*, *Froebelii*, *hirtella*, *manicata*. „Knollenbegonien“ (SANDT 1921).

Datisceae. Nu E *Datisca cannabina* (HIMMELBAUR 1911).

Actinidiaceae. Ze E *Actinidia napaulensis* (SCHNARF 1924).

Theaceae. Nu E *Thea chinensis* (CAYARA 1899).

Guttiferae. Nu E *Hypericum*¹⁾ *maculatum*, *perforatum* (SCHNARF 1914), *Garcinia*

Kydia (TREUB 1911). — Bei *Hypericum* nach SCHNARF ein sehr mächtiger nuklearer Basalapparat.

Crassulaceae. Ze E *Sempervivum* sp. sp. (JACOBSSON-STIASNY 1913; vgl. auch DAHLGREN 1923), *Sedum acre* (SOUÈGES 1925 e, 1927 a); dagegen gibt KOCH (1877 c) für *Sedum calabricum* Nu E an. — Bei *Sempervivum* sp. und *Sedum acre* eine haustoriell ausgebildete Basalzelle.

Saxifragaceae. Ze E *Heuchera purpurea* (GAUMANN 1919²⁾); Nu E *Saxifraga granulata* (JUEL 1907), *aizoides*, *cymbalaria*, *hirculus*, *oppositifolia*, *tridactylites* (SAMUELSSON 1913), *decipiens* × *granulata* (SCHÜRHOFF 1925 a), *Chrysosplenium tetrandrum*, *alternifolium* (GAUMANN 1919³⁾); Nu E *Francoa ramosa*, *appendiculata* (GAUMANN 1919), *Parnassia palustris* (PAGE 1912), *Ribes pallidum* (HIMMELBAUR 1911), *Astilbe japonica* (WEBB 1902⁴⁾).

Pittosporaceae. Nu E *Pittosporum Timorense* (BREMER 1916).

Podostemonaceae. Es unterbleibt jede Endosperm Bildung (WENT 1908, 1910, 1912, 1926, MAGNUS 1918).

Hydrostachyaceae. Ze E (?) *Hydrostachys* sp. (PALM 1915).

Rosaceae. Nu E *Spiraea filipendula*, *Lindleyana* (PÉCHOUTRE 1902), *ulmifolia* (WENT 1887 b), *Cydonia vulgaris* (PÉCHOUTRE 1902), *Mespilus Smithii* (PÉCHOUTRE 1902), *germanica* (WENT 1887 b), *Pirus communis*, *malus* (PÉCHOUTRE 1902, OSTERWALDER 1910), *malifolia* (WENT 1887 b), *Malus cerasifera* (WENT 1887 b), *Sorbus aucuparia*, *Amelanchier canadensis* (PÉCHOUTRE 1902), *Aria chamaemespilus* (WENT 1887 b), *Crataegus oxyacantha* (PÉCHOUTRE 1902), *Coloneaster vulgaris* (HEGELMAIER 1885), *Rubus fruticosus*, *Geum urbanum* (PÉCHOUTRE 1902), *coccineum* (WENT 1887 b), *Alchemilla hybrida* (WENT 1887 b), *vulgaris* (PÉCHOUTRE 1902), *arvensis* (MURBECK 1901 a), *Agrimonia eupatoria* (WENT 1887 b, STRASBURGER 1879 a, PÉCHOUTRE 1902), *Sanguisorba tenuifolia* (PÉCHOUTRE 1902), *Rosa canina*, *rubiginosa*, *lutea* (HOFMEISTER 1858), *myriacantha* (PÉCHOUTRE 1902), *canina* (WENT 1887 b), *Prunus avium* (WENT 1887 b, RUEHLER 1924), *padus*, *domestica* (WENT 1887 b), *spinosa* (PÉCHOUTRE 1902), *cerasus* (HOFMEISTER 1859), *Cerasus arduennensis* (WENT 1887 b), *Juliana* (PÉCHOUTRE 1902), *Amygdalus communis* (PÉCHOUTRE 1902), *dulcis*, *nana* (WENT 1887 b), *Armeniaca vulgaris* (WENT 1887 b, PÉCHOUTRE 1902), *Numa* (WENT 1887 b), *Neurada procumbens* (MURBECK 1916). — Nach WENT (1887 b) füllt sich der untere Teil des langgestreckten und oft hantelförmig gestalteten Embryosackes von *Prunus* und Verwandten (vgl. auch S. 361) nicht mit Endospermzellen und wird abgeschnürt; bei *Mespilus* und *Malus* ist diese Differenzierung angedeutet.

Mimosaceae. Nu E *Schrankia uncinata*, *Mimosa Denharti*, *Acacia retinodes*, *salicina*, *farnesiana*, *albida* (GUIGNARD 1881 a). — Bei allen untersuchten Arten fand GUIGNARD, daß Zellbildung am mikropylaren Ende des Embryosackes beginnt und gegen das chalazale zu fortschreitet; an diesem erfolgt keine Zellbildung und hier hypertrophieren die Endospermkerne.

¹⁾ PALM (1922) beschrieb bei *Hypericum japonicum* He E. CHIARUGI (1925) bezweifelt mit Recht die Richtigkeit dieser Angabe; denn „in quest' ultimo tipo si formano immediatamente due cellule dopo la prima divisione del nucleo dell' album: nella descrizione del PALM non risulta in modo chiara se la cellule basale, anche se nuda, si sviluppi immediatamente dopo la primo divisione del nucleo secondario. Se questo non si verificasse sarebbe azzardata l'affermazione che in *Hypericum* si riscontri il tipo Helobiae. Si tratterebbe invece soltanto di un avviamento verso questo tipo“.

²⁾ HEGELMAIERS (1886) Angaben deuten ebenfalls auf Ze E bei *Heuchera*: „Gleich die ersten Teilungsprodukte des zentral gelegenen Kernes des Keimsackes werden nicht an die Peripherie gezogen, sondern bleiben in seinem Inneren an Plasmasträngen aufgehängt“ (vgl. auch Taf. IV, Fig. 13).

³⁾ EICHINGER (1907) und HEGELMAIER (1886) nahmen bei *Chrysosplenium alternifolium* Nu E an.

⁴⁾ WEBBS Untersuchungsmaterial, von ihm selbst als *Spiraea japonica* bezeichnet, ist nach REHDER (Bot. Gaz. 34, 1902) *Astilbe japonica*.

Papilionaceae. Nu E *Cercis siliquastrum*, *Ceratonia siliqua*, *Cassia stipulacea*, *corymbosa*, *Gleditschia caspica*, *triacanthos*, *Gymnocladus canadensis*, *Parkinsonia aculeata*, *Caesalpinia mimosoides* (GUIGNARD 1881a), *Lupinus hirsutus*, *Crushankii* (HOFMEISTER 1858), *polyphyllus* (GUIGNARD 1881a), *subcarnosus* (STRASBURGER 1882b), *luteus*, *mutabilis*, *polyphyllus* (HEGELMAIER 1880a), *Crotalaria sagittalis* (COOK 1924), *Trigonella foenum graecum* (HEGELMAIER 1885), *Trifolium pannonicum* (HOFMEISTER 1858), *pratense* (MARTIN 1914), *Medicago sativa* (MARTIN 1914), *Melilotus albus* (YOUNG 1905), *Anthyllis vulneraria* (HEGELMAIER 1885), *Lotus tetragonolobus*, *Galega orientalis* (HEGELMAIER 1885), *Colutea arborescens* (HEGELMAIER 1885, NEMEC 1910), *Astragalus glycyphyllos* (HEGELMAIER 1885), *Biserrula Pelecinus* (STRASBURGER 1879), *Hippocrepis comosa*, *Coronilla montana*, *Hedysarum obscurum*, *Onobrychis sativa* (HEGELMAIER 1885), *Arachis hypogaea* (REED 1914), *Vicia*-Arten, *Orobis angustifolius* (GUIGNARD 1881a), *Lathyrus odoratus* (HOFMEISTER 1858), *Lathyrus*-Arten (GUIGNARD 1881a), *Phaseolus vulgaris* (STRASBURGER 1879b, M. M. BROWN 1917, WEINSTEIN 1926, BRUYNE 1906), *Phaseolus multiflorus* (HEGELMAIER 1885).

Penaeaceae. Nu E *Penaea mucronata*, *ovata*, *Brachysiphon imbricatus*, *Sarcocolla squamosa*, *formosa*, *furcata* (STEPHENS 1908, 1909).

Thymelaeaceae. Nu E *Daphne laureola* (HOFMEISTER 1849, STRASBURGER 1885; vgl. auch PROHASKA 1883), *pseudomezereum*, *kusiana* (OSAWA 1913a), *Wikstroemia indica* (WINKLER 1906, STRASBURGER 1909a).

Elaeagnaceae. Nu E *Elacagnus*, *Hippophaë*, *Shepherdia* (SERVETTAZ 1909).

Rhizophoraceae. Nu E *Corallia integerrima* (KARSTEN 1891), *Rhizophora mangle* (COOK 1907c).

Nyssaceae. Ze E *Davidia involucrata* (HORNE 1909).

Combretaceae. Nu E *Lumnitzera racemosa* (KARSTEN 1891).

Melastomataceae. Nu E *Bertolinia pubescens*, *Centradenia floribunda*, *Monochaetum ensiferum*, *Heeria rosea*, *Medinilla venosa* (ZIEGLER 1925), *Memecylon floribundum*, *Mouriria anomala* (RUY 1925).

Oenotheraceae. Nu E *Epilobium angustifolium* (MODILEWSKI 1909a), *Oenothera Lamarckiana* (GEERTS 1908, 1909), *Lopezia coronata* (TACKHOLM 1914), *Jussieuia* cfr. *villosa*, *suffruticosa*, *Boisduvalia densiflora* (TACKHOLM 1915); vgl. ferner HIORTH (1926) über *Oenothera*-Arten.

Gunneraceae. Ze E *Gunnera chilensis* (MODILEWSKI 1908b, ERNST 1908), *macrophylla* (SAMUELS 1912).

Hippuridaceae. Ze E *Hippuris vulgaris* (JUEL 1911, SOUÈGES 1922d).

Malvaceae. Nu E *Hibiscus trionum* (HOFMEISTER 1858, GUIGNARD 1904, STENAR 1925b), *Malva rotundifolia* (HOFMEISTER 1858), *neglecta* (HOFMEISTER 1858, SOLTWEDEL 1882, S. 360, STENAR 1925b), *parviflora* (HEGELMAIER 1885), *oxyloba*, *palmata*, *Modiola caroliniana*, *Modiolastrum malvifolium*, *Lavatera thuringiaca*, *Sidalcea neo-mexicana*, *Malvastrum peruvianum*, *Pavonia sepium* (STENAR 1925b).

Tiliaceae. Nu E *Tilia platyphyllos*, *cordata*, *Entelea palmata* (STENAR 1925b).

Sterculiaceae. Nu E *Theobroma cacao* (KULPER 1914).

Linaceae. He E *Linum perenne* var. *austriacum*, *flavum*, *usitatissimum* var. *hungaricum* (SCHÜRHOFF 1924b). — Die Basalzelle wird mehrkernig und fungiert als Haustorium. Vgl. BILLINGS (1901), HEGELMAIER (1891), ferner die Ausführungen auf S. 369.

Oxalidaceae. Nu E *Oxalis acetosella* (SCHÜRHOFF 1924b), *stricta* (SOLTWEDEL 1882, SAMUELSSON 1913, SCHÜRHOFF 1924b).

Geraniaceae. Nu E *Erodium cicutarium*, *gruinum*, *Geranium pratense* (BILLINGS 1901), *Robertianum*, *pyrenaicum* (SCHÜRHOFF 1924b), *silvaticum* (SAMUELSSON 1913, S. 176), *Pelargonium zonale* (SCHÜRHOFF 1924b).

Limnanthaceae. Nu E *Limnanthes Douglasii* (GUIGNARD 1893, STENAR 1925a).

Tropaeolaceae. Nu E *Tropaeolum peregrinum*, *speciosum* (DICKSON 1876), *majus* (SCHÜRHOFF 1924b).

Erythroxylaceae. Nu E *Erythroxylon novogranatense* (SCHÜRHOFF 1924b).

Cneoraceae. Nu E *Cneorum tricoccum* (SCHÜRHOFF 1924b).

Rutaceae. Nu E *Xanthoxylon Bungei* (LONGO 1908), *Ruta graveolens*, *Ptelea trifoliata*, *Agathosma lanceolatum*, *apiculatum*, *Dictamnus albus* (SCHÜRHOFF 1924b), *Citrus trifoliata* (OSAWA 1912), *aurantium* (STRASBURGER 1878).

Polygalaceae. Nu E *Epirrhizanthes elongata*, *cylindrica* (WIRZ 1910, SHADOWSKY 1912), *Polygala myrtifolia* (SCHÜRHOFF 1924b), *vulgaris* (HOFMEISTER 1858, SCHÜRHOFF 1924b).

Anacardiaceae. Nu E *Rhus toxicodendron* (GRIMM 1912), *Corynocarpus*¹⁾ *laevigata* (PIGOTT 1927; angeblich schon vor der Befruchtung Endosperm bildend).

¹⁾ Gattung unsicherer systematischer Stellung.

Sapindaceae. Nu E *Cardiospermum Halicacabum*, *Xanthoceras sorbifolia* (GUÉRIN 1901), *Alluandia dumosa* (PERROTT et GUÉRIN 1903).

Aceraceae. Nu E *Acer pseudoplatanus* (GUÉRIN 1901), *rubrum* (TAYLOR 1920).

Hippocastanaceae. Nu E *Aesculus hippocastanum* (GUÉRIN 1901).

Melanthaceae. Nu E *Melanthus major*, *cosmosus* (GUÉRIN 1901).

Balsaminaceae. Nu E (?) *Impatiens fulva* (CARROLL 1919), *Sultani* (OTTLEY 1918), *amphorata*, *Balsamine*, *Roylei*, *Holstii*, *scabrida* (LONGO 1907, 1910). — Das Auftreten chalazaler und namentlich starker mikropylarer Haustorien wird für *Impatiens Roylei*, *parviflora*, *amphorata* u. a. (LONGO 1907), und *Sultani* (OTTLEY 1918) beschrieben und ihre Entstehung aus dem Endosperm angenommen. JACOBSSON-STIASNY (1914, S. 46 f.) vermutet, daß das mikropylare ein Suspensorhaustorium sei.

Aquifoliaceae. Ze E *Ilex aquifolium* (SCHÜRHOFF 1921a).

Celastraceae. Nu E *Evonymus latifolius* (HOFMEISTER 1858).

Staphyleaceae. Nu E *Staphylea pinnata* (GUÉRIN 1901), *trifoliata* (RIDDLE 1905).

Vitaceae. Nu E *Vitis vinifera* (BERLESE 1892).

Cornaceae. Ze E *Cornus suecica*, (wahrscheinlich auch) *Bayleyi*, *Purpurea* (HÄKANSSON 1923), wahrscheinlich auch bei *Aucuba japonica* (PALM und RUTGERS 1917).

Araliaceae. Nu E *Hedera helix* (HEGELMAIER 1886, DUCAMP 1901a, b, 1902), *Aralia racemosa* (DUCAMP 1901b, 1902), *Nothopanax arboreum* (PIGOTT 1915).

Umbelliferae. Nu E *Didiscus pilosus*, *Astrantia major* (HÄKANSSON 1923), *Eryngium yuccifolium* (JURICA 1922), *Anthriscus silvestris*, *Myrrhis odorata*, *Scandix macrorrhyncha*, *Torilis nodosa*, *Orlaya platycarpa*, *Smyrniolum perfoliatum*, *Bupleurium aureum*, *ranunculoides*, *Carum cavi*, *Anethum graveolens*, *Pastinaca sativa*, *Elaeoselinum asclepium*, *Laserpitium gallicum*, *siler* (HÄKANSSON 1923), *Archangelica officinalis* (HEGELMAIER 1885), *Heracleum granatense* (LIEHR 1927).

Plumbaginaceae. Nu E *Plumbago capensis*, *pulchella*, *zeylanica*, *Plumbagella micrantha*, *Ceratostigma plumbaginoides*, *Acantholimon glumaceum* (DAHLGREN 1916), *Goniolimon elatum* (BILLINGS 1901), *Statice bahusiensis*, *Gmelini*, *macroptera*, *sinuata* (DAHLGREN 1916), *latifolia* (BILLINGS 1901), *Armeria alpina* (DAHLGREN 1916), *plantaginea*, *vulgaris* (BILLINGS 1901).

Primulaceae. Nu E *Primula officinalis* (DAHLGREN 1916), *elatior* (SOLTWEDEL 1882), *Androsace septentrionalis*, *Cortusa Matthioli*, *Soldanella alpina*, *Hottonia palustris*, *Cyclamen europaeum*, *Dodecatheon meadia*, *Trientalis europaea*, *Anagallis arvensis*, *Centunculus minimus*, *Glaux maritima*, *Samolus Valerandi*, *Lysimachia thyrsoiflora*, *ciliata* (DAHLGREN 1916), *ephemerum* (SOLTWEDEL 1882).

Myrsinaceae. Nu E *Myrsine africana*, *Ardisia crispa* (DAHLGREN 1916). — Bei letzterer Pflanze beobachtet DAHLGREN, daß sich das Zytoplasma insbesondere auf der Ventralseite des Chalazaeandes anhäuft und zahlreiche, später degenerierende und zerfallende Endospermkerne enthält; von diesem Teile des Endosperms dringen kurze Auswüchse in das umgebende Gewebe.

Clethraceae. Ze E *Clethra alnifolia* (SAMUELSSON 1913). — Terminale Endospermhaustorien wie bei den Ericaceae.

Pirolaceae. Ze E *Pirola minor* (SAMUELSSON 1913), *rotundifolia* (HOFMEISTER 1859, PELTRISOT 1904 b), SAMUELSSON 1913), *chlorantha*, *secunda*, *minor*, *Chimaphila japonica* (PELTRISOT 1904 b), *Monotropa uniflora* (SHIBATA 1902 b), *hypopithys* (HOFMEISTER 1849, STRASBURGER 1877, 1900 a, KOCH 1880, 1882, PELTRISOT 1904 b), *Moneses grandiflora* (PELTRISOT 1904 b), *Sarcodes sanguinea* (F. W. OLIVER 1891). — Die Ausbildung terminaler Endospermhaustorien vielfach eben nur angedeutet (PELTRISOT 1904 b, SAMUELSSON 1913).

Ericaceae. Ze E *Ledum palustre*, *Phyllodoce coerulea*, *Kalmia glauca*, *Gaultheria Shallon*, *Andromeda polifolia*, *Erica mediterranea*, *arborescens*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *uliginosum*, *microcarpum*, *varingaefolium*, *vitis idaea*, *Cassiope tetragona* (SAMUELSSON 1913¹⁾), *Vaccinium corymbosum* (N. E. STEVENS 1919²⁾), *Epigaea repens* (N. E. STEVENS 1911), *Cassandra calyculata* (PELTRISOT 1904 b). — Terminale Endospermhaustorien werden in der ganzen Familie ausgebildet; sie sind von verschiedenen Autoren, insbesondere PELTRISOT und SAMUELSSON bei folgenden Gattungen festgestellt worden: *Rhododendron* (8 Arten), *Loiseleuria* (1), *Ledum* (3), *Kalmia* (4), *Arbutus* (3), *Daboecia* (1), *Bryanthus* (2), *Arctostaphylos* (4), *Oxycoccus* (1), *Gaultheria* (4), *Pernettya* (1), *Andro-*

¹⁾ Die zelluläre Entstehung wurde von diesem Autor in den meisten Fällen an sehr jungen Stadien festgestellt, nur in einigen wenigen Fällen aus der Lage der Zellwände älterer Stadien erschlossen.

²⁾ Der Autor sah bei dieser Pflanze vereinzelt auch nukleare Endospermbildung; in diesem Falle erfolgte eine verspätete Zellbildung.

meda (1), *Epigaea* (1), *Erica* (6), *Calluna* (1), *Bruckenthalia* (1), *Vaccinium* (7), *Gaylussacia* (1), *Menziesia* (1), *Enkianthus* (1), *Picris* (3), *Zenobia* (1), *Oxydendron* (1), *Cassandra* (1), *Cassiope* (2); also bei 60 Arten in 25 Gattungen. Vgl. im übrigen S. 342 und 369, ferner Abb. 37, Fig. 3.

Empetraceae. Ze E *Empetrum nigrum* (SAMUELSSON 1913). — Terminale Endospermhaustorien nach Art der *Ericaceae* außer bei dieser Pflanze noch bei *Corema album* und bei *Ceratiola ericoides* festgestellt (SAMUELSSON 1913, S. 172). Vgl. S. 341, Abb. 37, Fig. 1, 4.

Epacridaceae. Ze E *Epacris impressa*; bei dieser Pflanze und bei *Lebetanthus* terminale Endospermhaustorien. — Nu E bei *Styphelia longifolia*; hier ein mikropylares Endospermhaustorium (BROUGH 1923, 1924). Vgl. S. 341, Abb. 37, Fig. 2.

Diapensiaceae. Ze E *Diapensia lapponica* (SAMUELSSON 1913); keine Endospermhaustorien.

Ebenaceae. Ze E *Diospyros virginiana* (HAGUE 1911¹⁾).

Convolvulaceae. Nu E *Convolvulus arvensis* (PETERS 1908), *sepium* (MACPHERSON 1921).

Cuscutaceae. Nu E *Cuscuta* sp. (HOFMEISTER 1859), *europaea* (PETERS 1908), *Gronovii* (MACPHERSON 1921).

Polemoniaceae. Nu E *Phlox Drummondii*, *Polemonium flavum*, *Leptosiphon androsaeca* (BILLINGS 1901), *Gilia millefoliata* (SCHNARF 1921a).

Hydrophyllaceae. Ze E in verschiedenen Formen und Modifikationen und Nu E. Die folgenden Angaben nach SVENSSON (1925): Ze E, *Parryi*-Form (vgl. S. 345 u. Abb. 39, Fig. 6—8) *Phacelia Parryi*, *congesta*-Form (vgl. S. 345 u. Abb. 39, Fig. 5) *Phacelia congesta*, *linearis*, *fimbriata*, *Whilavia*, *grandiflora*, *viscida*, *divaricata* (die beiden letztgenannten Arten bilden in späteren Stadien ein einkerniges chalazales Endospermhaustorium aus), *Romanzoffia stichensis*. — *Nemophila*-Form (vgl. S. 345, Abb. 39, Fig. 1—4) *Nemophila insignis*²⁾, *aurita*, *atomaria*. Nu E *Phacelia tanacetifolia*, *malvifolia*³⁾. — Terminale Endospermhaustorien (vgl. S. 368 u. Abb. 42, Fig. 2).

Lennoaceae. Ze E (wahrscheinlich) *Lennoa madreporioides* (SUESSENGUTH 1927).

Boraginaceae. Die folgende Darstellung der Endospermverhältnisse nach SVENSSON (1925).

A. Boragoideae.

a) **Cynoglosseae.** Ze E nach der „*Lappula*-Form“ (vgl. S. 338) wahrscheinlich bei *Omphalodes verna*, *linifolia*, *Cynoglossum officinale*⁴⁾, *Lindelofia longiflora*, *Solenanthes apenninus*.

b) **Eritrichieae.** Ze E nach der *Lappula*-Form (vgl. S. 339) *Lappula echinata*, *Krynitzkya barbiger*, *Asperugo procumbens* und wahrscheinlich auch bei *Amsinkia intermedia*.

c) **Anchuseae.** Nu E nach der „*Borago*-Form“ (vgl. S. 339, Abb. 35, Fig. 1, 2) bei *Borago officinalis*⁵⁾; nach der „*Lycopsis*-Form“ (vgl. S. 328, Abb. 35, Fig. 3—7) bei *Lycopsis arvensis*, *Symphytum officinale*, *uplandicum*, *Anchusa officinalis*, *italica*, *sempervirens*, *Nonnea lutea*, *nigricans*, *rosea*, *Pulmonaria officinalis*, *mollissima*.

d) **Lithospermeae.** Nu E bei *Onosma echinoides* (vgl. S. 328), ferner nach der „*Lycopsis*-Form“ bei *Lithospermum officinale*, *Cerinihe major*, *alpina*; Ze E auch bei *Myosotis arvensis* (vgl. S. 338) und wahrscheinlich auch bei *silvatica* und *micrantha*.

e) **Echieae.** He E nach einer besonderen Modifikation („*Echium*-Form“; vgl. S. 351) bei *Echium plantagineum*.

B. **Heliotropioideae.** Ze E *Heliotropium europaeum* (vgl. auch HEGELMAIER 1886), *Tiaridium indicum* (ROSANOFF 1866), *Tournefortia heliotropioides* (GUIGNARD 1893).

C. **Ehretioidae** und D. **Cordioidae**. Es liegen keine Angaben vor.

Nolanaceae. Ze E *Nolana prostrata* (SAMUELSSON 1913, S. 137).

¹⁾ Dagegen fand WOODBURN (1911) in Samenanlagen parthenokarp reifender Früchte Nu E, in welchem später Zellbildung vor sich ging.

²⁾ Für diese Art gibt schon HOFMEISTER (1859) Ze E an; vgl. auch BILLINGS (1901).

³⁾ Ze E besitzt auch *Hydrolea spinosa*. Ferner entstehen hier auch terminale Haustorien, welche zu mächtigen, verzweigten, einkernigen Riesenzellen werden (KAINRADL 1927).

⁴⁾ ROSANOFF (1866) gibt für *Omphalodes linifolium* und *Cynoglossum* sp. Nu E an.

⁵⁾ Auch HOFMEISTER (1858), WENT (1887 c, S. 254), GUIGNARD (1893), DAHLGREN (1922, S. 81) geben Nu E an; ebenso nach HEGELMAIER (1886) bei *Symphytum officinale*, *Borago officinale* und *Anchusa italica*.

Solanaceae. Ze E *Atropa belladonna* (HEGELMAIER 1886), *Scopolia carniolica* (SAMUELSSON 1913), *Physochlaena orientalis* (SAMUELSSON 1913), *Solanum nigrum* (SAMUELSSON 1913), *Datura laevis* (GUIGNARD 1901 b, 1902 a), *Nicotiana tabacum* (GUIGNARD 1901 b, 1902 a), *Petunia nyctaginiflora* (DAHLGREN 1923). Eine Art He E beschreibt SVENSSON (1925, S. 160; 1926, vgl. auch S. 351) bei *Hyoscyamus niger*. Nu E bei *Schisanthus pinnatus* (SAMUELSSON 1913), *Salpiglossis picta* (HOFMEISTER 1858), sp. (HOFMEISTER 1855, S. 260); dagegen stellte DAHLGREN (1923, S. 5) bei *Salpiglossis variabilis* Ze E fest.

Scrophulariaceae. Ze E *Verbascum montanum* (SCHMID 1906), *Celsia cretica*, *pontica* (HÄKANSSON 1926), *Linaria vulgaris* (SCHMID 1906, COOK 1924 a), *alpina* (SCHMID 1906), *cymbalaria* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Antirrhinum majus* (SCHMID 1906), *Scrophularia nodosa* (SCHMID 1906), *vernalis* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *marylandica* (SCHERTZ 1919), *Pentstemon barbatus* (DAHLGREN 1923¹⁾), *Mazus rugosus* (HOFMEISTER 1858, 1859), *Torenia Fournieri* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Limosella aquatica* (SCHNARF 1925), *Hebenstreitia dentata* (HOFMEISTER 1859), *Scoparia dulcis* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Veronica Buxbaumii* (HOFMEISTER 1858, 1859), *agrestis* (MEUNIER 1897), *hederaefolia* (HOFMEISTER 1859, BUSCALIONI 1893 a, b, MEUNIER 1897, SCHMID 1906, GSCHIEDLE 1925), *triphyllos* (HOFMEISTER 1859, MEUNIER 1897, GSCHIEDLE 1925), *persica* (MEUNIER 1897, DOP 1913 b, 1914), *arvensis* (MEUNIER 1897), *Andersonii*, *diosmifolia*, *virginica*, *longifolia*, *spicata*, *Beccabunga*, *teucrium*, *prostrata*, *austriaca*, *peduncularis*, *officinalis*, *serpyllifolia*, *gentianoides*, *Poenae*, *peregrina*, *fruticulosa*, *syriaca*, *polita*, *cymbalaria* (GSCHIEDLE 1925), *Digitalis ambigua*, *purpurea* (SCHMID 1906), *Striga lutea* (MICHELL 1915), *Melampyrum nemorosum* (HOFMEISTER 1858, 1859), *silvaticum* (SCHMID 1906), *Euphrasia Rostkowiiana* (SCHMID 1906, WURDINGER 1910), *Odontites verna* (SCHMID 1906), *Pedicularis silvatica* (HOFMEISTER 1858, 1859), *caespitosa*, *foliosa*²⁾, *palustris*, *verticillata*, *recentita*, *tuberosa* (SCHMID 1906), *sceptrum Carolinum* (LUNDQUIST 1912), *Alectorolophus minor* (HOFMEISTER 1858, 1859, BALICKA-IWANOWSKA 1899, SCHMID 1906), *hirsuta* (SCHMID 1906), *Bartschia alpina* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Lathraea squamaria* (HOFMEISTER 1858, 1859, BERNARD 1903, SCHMID 1906).

Haustorien:

- Kleines mikropylares und chalazales Endospermhaustorium, das aus den vier obersten und untersten Endospermzellen hervorgeht: *Verbascum montanum*, *nigrum* (SCHMID 1906), *Celsia cretica*, *pontica* (HÄKANSSON 1926), *Digitalis ambigua*, *purpurea* (BALICKA-IWANOWSKA 1899, SCHMID 1906), *Scrophularia nodosa*, *vernalis* (?) (BALICKA-IWANOWSKA 1899, SCHMID 1906), *Marylandica* (SCHERTZ 1919).
- Chalazales, längsgeteiltes und mikropylares Haustorium: *Scoparia dulcis* (BALICKA-IWANOWSKA 1899).
- Nur ein chalazales, zweikerniges Endospermhaustorium: *Antirrhinum majus* (SCHMID 1906).
- Außer diesem noch ein mikropylares Endospermhaustorium (bei den mit † bezeichneten Arten bildet dieses einen lateralen Ast): *Linaria vulgaris*, *alpina* (SCHMID 1906), *cymbalaria* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Mazus rugosus* (HOFMEISTER 1858, 1859), *Torenia Fournieri*, *Uroskineria spectabilis* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Tozzia alpina* † (SCHMID 1906), *Pentstemon secundiflorus* (EVANS 1916), *Veronica* zahlreiche Arten (HOFMEISTER 1858, 1859, BUSCALIONI 1893 a, b, MEUNIER 1897, SCHMID 1906, GSCHIEDLE 1925), *Melampyrum nemorosum* (HOFMEISTER 1858, 1859, BALICKA-IWANOWSKA 1899, SCHMID 1906), *pratense*, *silvaticum* (SCHMID 1906), *Euphrasia Rostkowiiana* † (SCHMID 1906, WURDINGER 1910), *Odontites verna* † (SCHMID 1906), *Alectorolophus minor* †, *hirsutus* † (HOFMEISTER 1859, BALICKA-IWANOWSKA 1899, SCHMID 1906), *Pedicularis* verschiedene Arten † (HOFMEISTER 1858, 1859, BALICKA-IWANOWSKA 1899, TISCHLER 1899, LUNDQUIST 1915 u. a.), *Bartschia alpina* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *Lathraea squamaria* (HOFMEISTER 1858, 1859, BERNARD 1903, SCHMID 1906).

Acanthaceae. Ze E *Acanthus spinosus* (HOFMEISTER 1858, 1859). — Terminale Haustorien bei *Strobilanthes Dyerianus*, *Barleria strigosa*, *Beloporone violacea*, *Schaueria calycotricha*, *Eranthemum albomaculatum*, *Crossandra undulaefolia*, *Aphelandra aurantiaca*

¹⁾ Die Angabe, daß bei *Pentstemon secundiflorus* Nu E (EVANS 1919), ist zweifelhaft (DAHLGREN 1923).

²⁾ Als Mißbildung beobachtete SCHMID (1906) bei *P. foliosa*, daß in einem befruchteten Embryosack viele freie Endospermkerne auftraten.

Cryptophragmidium zeylanicum, *Ruellia rosea*, *Herbstii*, *ventricosa* nach HARTMANN (1923). Nach diesem Autor soll im allgemeinen das chalazale Haustorium aus dem Endosperm, das mikropylare aus dem Suspensor entstehen. Bei *Aphelandra* sollen die Antipoden in Form eines Haustoriums erhalten bleiben. Wohl sehr unwahrscheinliche Angaben! Vermutlich handelt es sich durchaus um Endospermhaustorien. HOFMEISTER beschreibt bei *Acanthus* am oberen Ende des Embryosackes einen Raum, aus dem eine seitliche Ausstülpung von mäßigem Umfange hervorgeht. Die Haustorienbildung in der Familie wird schon von SCHACHT (1850, S. 188) erwähnt.

Verbenaceae. Ze E *Avicennia officinalis* (TREUB 1883 b), *Verbena officinalis* (SCHNARF 1925¹⁾). — Kleines mikropylares und zweikerniges chalazales Haustorium bei *Verbena officinalis*; hinsichtlich *Tectona grandis* vgl. KOORDERS (1896).

Labiatae. Ze E *Scutellaria galericulata*, *Brunella vulgaris*, *Satureja vulgaris*, *Thymus ovatus*, *Salvia pratensis*, *glutinosa*, *Galeopsis bifida*, *speciosa*, *Ladanium*, *Stachys silvatica* (SCHNARF 1917 a), *Lamium purpureum* (HOFMEISTER 1858), *album* (SOLTWEDEL 1882), *Prostanthera violacea* (HOFMEISTER 1858, 1859), *Mentha viridis* (SOUÈGES 1921 c), *Physocarpus virginica* (SHARP 1911).

Vielfach terminale Endospermhaustorien. Zweikerniges Chalazahaustorium und mehrkerniges Mikropylarhaustorium bei *Stachys silvatica*, *palustris*, *Brunella vulgaris*, *Satureja vulgaris*, *acinos*, *Mentha austriaca*, *Lycopus europaeus*, *Salvia pratensis*, *glutinosa*, *Ballota nigra* (SCHNARF 1917 a). Ein mächtiges mikropylares Haustorium und in hohem Maße reduziertes Chalazahaustorium bei *Lamium*- und *Galeopsis*-Arten (SCHNARF 1917 a; vgl. auch S. 365 und Abb. 44, Fig. 4—7). Vgl. ferner die Angaben über terminale Haustorien bei TULASNE (1885) über *Dracocephalum peltatum*, *Betonica officinalis*, *grandiflora*, *Stachys sibirica* u. a., bei HOFMEISTER (1858, 1859), GUIGNARD (1882 a, 1893), SCHACHT (1850, S. 188), BILLINGS (1909), SOLTWEDEL (1882).

Lentibulariaceae. Ze E *Utricularia vulgaris* (KAMIENSKI 1897, WYLIE und YOCOM 1923), *minor* (SAMUELSSON 1913, S. 138)²⁾. — Terminale Haustorien bei *Utricularia vulgaris* (MERL 1915, WYLIE und YOCOM 1923), *Genlisea*-Arten (MERL 1915), *Polypompholyx tenella* (LANG 1901).

Orobanchaceae. Ze E *Phelipaea coerulea*, *Orobanche* sp. (BERNARD 1903), *Orobanche Hederae* (KOCH 1877), *Christisonia neilgherria*, *subcaulis* (WORSDELL 1897) und wahrscheinlich auch bei *Orobanche cumana* und *ramosa* (PERSIDSKY 1926). — Der Verlauf der Zellteilung spricht dafür, daß die Ausbildung terminaler Haustorien in Zusammenhang mit der Bildung kleiner, feilsparartiger Samen unterdrückt wurde (vgl. darüber SCHNARF 1917 b, ferner KOCH 1877, SAMUELSSON 1913). Bei *Orobanche cumana* und *ramosa* fand PERSIDSKY (1926) eine ziemlich große Haustorialzelle mit 2—4 Kernen und von den obersten Endospermzellen wird ein mikropylares Haustorium gebildet.

Gesneriaceae. Ze E *Streptocarpus polyanthus* (HIELSCHER 1879), *Klugia zeylanica* (SCHNARF 1921 b), *Rhytidophyllum crenulatum* (COOK 1907 b), *Corytholoma cyclophyllum* (V. LAURENT 1923), *Ramondia serbica*, *Nathaliae* (GLIŠIČ 1924), *Haberlea rhodopensis* (GLIŠIČ 1927). — Schwach angedeutetes mikropylares und gut entwickeltes einkerniges chalazales Endospermhaustorium bei *Klugia zeylanica* (BALICKA-IWANOWSKA 1899, SCHNARF 1921 b), *Ramondia serbica* und *Nathaliae* (GLIŠIČ), *Rhytidophyllum crenulatum* (COOK 1907 b), *Haberlea rhodopensis* (GLIŠIČ 1927).

Bignoniaceae. Ze E *Catalpa syringaeifolia* (HOFMEISTER 1858, 1859), *Eccremocarpus scaber* (SAMUELSSON 1913, S. 138). — HOFMEISTER gibt über spätere Stadien an, daß der mikropylare Teil des Embryosackes freie Kerne enthält und also wahrscheinlich ein solches Haustorium ist, wie es bei vielen Labiatae vorkommt.

Pedaliaceae. Ze E *Trapella sinensis* (OLIVER 1888). — Ein mikropylares und chalazales Haustorium bei *Sesamum indicum* und *Ceratotheca biloba* (BALICKA-IWANOWSKA 1899). — Bei *Trapella sinensis* nach OLIVER mikropylares und längsgeteiltes chalazales Haustorium; ersteres soll aus den Synergiden, letzteres aus der untersten Makrospore, die nicht zur Bildung des Embryosackes verwendet wird, hervorgehen. Die Unwahrscheinlichkeit dieser Angabe wurde bereits von JACOBSSON-STIASNY (1914) hervorgehoben.

Martyniaceae. Ze E *Martynia louisiana* (F. ANDERSON 1922), *Proboscidea lutea* (SAMUELSSON 1913, S. 138). — Chalazales Haustorium, längsgeteilt bei *Martynia bicolor* (BALICKA-IWANOWSKA 1899) und wahrscheinlich auch bei *M. louisiana* (vgl. darüber SCHNARF 1925).

¹⁾ Die Angaben über He E bei mehreren *Verbena*-Arten bei KANDA (1922) sind als unsicher zu bezeichnen (vgl. auch DAHLGREN 1923, S. 12).

²⁾ LANGS (1901) Angaben über Nu E bei *Polypompholyx tenella* und *Byblis gigantea* bedürfen einer Revision.

Globulariaceae. **Ze E** *Globularia vulgaris* (HOFMEISTER 1859), *cordifolia* (BILLINGS 1901; wahrscheinlich!). — Mikropylares und chalazales Haustorium bei *G. cordifolia* (BILLINGS 1901).

Myoporaceae. Wahrscheinlich **Ze E** *Myoporum serratum* (BILLINGS 1901). — Terminale Haustorien.

Plantaginaceae. **Ze E** *Plantago lanceolata* (HOFMEISTER 1858, 1859, BUSCALIONI 1894), *media* (SCHNARF 1917 b), *major* f. *polystachya* (SHADOWSKY 1924). — Mikropylares und chalazales Endospermhaustorium bei *Plantago lanceolata* (HOFMEISTER 1858, 1859, BUSCALIONI 1894), *maritima*, *coronopus*, *arenaria* (BALICKA-IWANOWSKA 1899), *major* (RÖSSLER 1917, SHADOWSKY 1924), *media* (SCHNARF 1917 b).

Loganiaceae. **Nu E** *Spigelia splendens*, *Antheimia* (DAHLGREN 1922).

Buddleiaceae. **Ze E** *Buddleia curviflora* (DOP 1913 a), *Lindbergiana* (DAHLGREN 1923). — Bei *B. curviflora* ein kleines aus vier Zellen bestehendes chalazales Haustorium, ferner treiben die vier obersten Endospermzellen seitlich Haustorien in das benachbarte Gewebe (DOP 1913 a).

Gentianaceae. **Nu E** *Erythraea centaurium* (STOLT 1921), *Gentiana ciliata* (GUIGNARD 1901 b), *germanica* (GUÉRIN 1903, STOLT 1921), *nivalis* (STOLT 1921), *Sweetia longifolia* (JACOBSSON-PALAY 1920 c), *Leiphaemos* sp., *Cotylanthera tenuis* (OEHLER 1927). — **Ze E** *Voyriella parviflora*, *Voyria coerulea* (OEHLER 1927; vgl. dagegen JOHOW 1885).

Menyanthaceae. **Ze E** *Menyanthes trifoliata*, *Villarsia reniformis* und (wahrscheinlich) *Limnanthemum nymphaeoides* (STOLT 1921).

Apocynaceae. **Nu E** *Amsonia salicifolia*, *Apocynum androsacefolium* (BILLINGS 1901).

Asclepiadaceae. **Nu E** *Asclepias cornuti* (FRYE 1902), *Vincetoxicum officinale* (SEEFELDNER 1912, GUIGNARD 1922 a), *Cynanchum acutum* (FRANCINI 1927 a), *Stapelia mutabilis* (FRANCINI 1927 b).

Oleaceae. **Ze E** *Syringa vulgaris* (STOLT 1921, S. 53), *Josikaea* (DAHLGREN 1923)¹⁾.

Caprifoliaceae. **Ze E** *Sambucus racemosa* (LAGERBERG 1909), *nigra* (WENT 1887, EICHINGER 1907)²⁾. — **Nu E** *Lonicera Ledebourii* (JÖNSSON 1879/80, WENT 1887), *caprifolium*, *Viburnum lantana*, *opulus*, *Symphoricarpos racemosus* (HEGELMAIER 1886), *Linnaea borealis* (GIGER 1913).

Adoxaceae. **Ze E** *Adoxa moschatellina* (LAGERBERG 1909); vgl. S. 338 und Abb. 36, Fig. 1—3.

Rubiaceae. **Nu E** *Houstonia longifolia*, *coerulea*, *Richardsonia pilosa*, *Cullipeltis cucullaria*, *Diodia Virginiana*, *teres* (LLOYD 1902), *Putoria calabrica* (PIERPAOLI 1917), *Coffea arabica*, *liberica* (V. FABER 1912), *Crucianella gilonica*, *macrostachya*, *herbacea* (LLOYD 1902), *Sherardia arvensis* (LLOYD 1902, SOUÈGES 1925 c), *Asperula azurea*, *galoides*, *montana*, *selosa*, *tinctoria*, *Galium verum*, *recurvum*, *pilosum*, *mollugo*, *triflorum*, *tinctorum*, *Parisiense* (LLOYD 1902), *aparine* (LLOYD 1902, HEGELMAIER 1886), *Vaillantia hispida*, *Rubia tinctorum* (LLOYD 1902).

Valerianaceae. **Ze E** *Patrinia rupestris*, *Valerianella olitoria*, *rimosa*, *Fedia cornucopiae*, *Valeriana officinalis*, *Centranthus macrostiphon* (ASPLUND 1920).

Dipsacaceae. **Nu E** *Knautia arvensis*, **Ze E** *Scabiosa holosericea*, *Morina longifolia* (DOLL 1927)³⁾.

Calyceraceae. **Ze E** *Acicarpa tribuloides* (DAHLGREN 1915 a), *Calycera crenata* (DAHLGREN 1923).

Cucurbitaceae. **Nu E** *Fevillea cordifolia*, *Melothria pendula*, *Momordica charantia*, *Luffa acutangula*, *Cucumis myriocarpus*, *Benincasa hispida*, *Citrullus citrullus*, *Trichosanthes anguina* (KIRKWOOD 1905), *Cucurbita pepo* (KRATZER 1918), *Sicyos angulata*, *Cyclanthera esculdens*, *Micrampelis lobata*, *Bryonopsis laciniata*, *Apodonthera undulata* (KIRKWOOD 1905). — Bei *Citrullus citrullus* ein langes, schlauchförmiges chalazales Haustorium, in welchem freie Endospermkerne liegen und niemals Zellbildung eintritt;

¹⁾ Für *Fraxinus excelsior* gibt BILLINGS (1901) an, daß bei der Endosperm Bildung frühzeitig festes Gewebe entsteht.

²⁾ HORNE (1909) beobachtete bei *Sambucus* sp. ein achtzelliges Endosperm; HEGELMAIER (1886) gab **Nu E** für *Sambucus* an.

³⁾ Bei *Knautia arvensis* hat DOLL beobachtet, daß sehr bald (schon nach der dritten oder vierten Teilung) Zellplatten zwischen den Kernen angelegt werden; in einem Ausnahmefalle schon in der ersten Teilung Bildung einer schrägen Wand. Für *Scabiosa* sp. gab HEGELMAIER (1885) **Nu E**, jedoch sehr früh einsetzende Zellbildung an. DAHLGREN (1915 a) vermutet in der ganzen Familie das Auftreten von **Ze E**.

ähnliches bei *Apodonthera undulata* (KIRKWOOD 1905), ferner wird bei *Sicyos angulata* (KIRKWOOD 1905) und *Cucurbita pepo* (KRATZER 1918, LONGO 1905 a)

Campanulaceae. Ze E *Specularia speculum* (HEGELMAIER 1886), *Codonopsis viridiflora*, *Glossocomia clematidea* (HOFMEISTER 1859), *Muschia Wollastonii* (SAMUELSSON 1913, S. 139), *Campanula medium* (HOFMEISTER 1858, 1859), *patula* (SAMUELSSON 1913, S. 139). — Bei *Campanula rotundifolia* mächtiges mikropylares und kleines chalazales Endospermhaustorium (BALICKA-IWANOWSKA 1899).

Lobeliaceae. Ze E wahrscheinlich bei *Lobelia excelsa*, *Cliffordiana* (BILLINGS 1901). — Mikropylares und chalazales Endospermhaustorium bei *L. excelsa*, *Cliffordiana* (BILLINGS 1901), *inflata* (SCHLOTTERBECK 1896).

Goodeniaceae. ? E — Mikropylares Endospermhaustorium bei *Scaevola attenuata* und *Königii* (BILLINGS 1901).

Stylidiaceae. Ze E *Stylidium adnatum* (DAHLGREN 1920, S. 512)¹⁾. — Mikropylares und chalazales Endospermhaustorium bei *St. adnatum* und *squamellosum* (BURNS 1900).

Compositae. Ze E *Vernonia* sp. (DAHLGREN 1924), *V. chinensis*, *cineraria* (wahrscheinlich; PALM 1925), *Ageratum mexicanum* (DAHLGREN 1920), *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1916, 1919), *Bellis perennis* (CARANO 1915), *Solidago serotina*, *canadensis*, *Conyza ambigua* (CARANO 1921, S. 188), *Erigeron philadelphicus* (LAND 1900), *aurantiacus* (DAHLGREN 1920)²⁾, *Gnaphalium undulatum* (DAHLGREN 1920), *Antennaria dioica* (JUEL 1900 b; vgl. DAHLGREN 1920), *Silphium perfoliatum* (wahrscheinlich; DAHLGREN 1920), *Xanthium spinosum* (wahrscheinlich; DAHLGREN 1920), *Lagascea mollis*, *Blainvillea rhomboidea* (DOLL 1927), *Bidens tripartita*, *Galinsoga parviflora*, *Tagetes signatus* (DAHLGREN 1920), *Cotula turbinata* (DAHLGREN 1920, 1924), *Tussilago farfara* (DAHLGREN 1920), *Cacalia suaveolens*, *reniformis* (wahrscheinlich; AFZELIUS 1924), *Senecio vulgaris* (GUIGNARD 1893, DAHLGREN 1920), *aureus* (wahrscheinlich; MOTTIER 1893 a), *squalidus*, *gracilis*, *silvaticus*, *viscosus*, *Cineraria*, *Fuchsii* (AFZELIUS 1924), *vernalis*, *praealtus*, *erucifolius*, *alpestris*, *cordatus* (wahrscheinlich; AFZELIUS 1924), *Adenostyles* sp. (LANGLET 1925), *Emilia sagittata* (wahrscheinlich; AFZELIUS 1924), *Ligularia tangutica*, *Wilsoniana*, *sibirica* var. *speciosa*, *japonica* (wahrscheinlich; AFZELIUS 1924), *Calendula arvensis* (DAHLGREN 1924), *C. officinalis*, *stellata* (wahrscheinlich; SCHÜRHOFF 1926 c), *Tripteris Vaillantii* (wahrscheinlich; DAHLGREN 1924), *Arctotis stoechadifolia* (DAHLGREN 1924), *calendulacea* (wahrscheinlich; DAHLGREN 1924), *Echinops ritro*, *exaltatum* (wahrscheinlich; DAHLGREN 1924), *Lampsana communis* (DAHLGREN 1924), *Tragopogon pratensis* (DAHLGREN 1920), *orientalis* (wahrscheinlich; EICHLER 1906 a), *Chondrilla juncea* (DAHLGREN 1920), *Taraxacum platycarpum* (OSAWA 1913 b), *officinale* (HABERLANDT 1921 b)³⁾, *arcticum* (DAHLGREN 1920), *Sonchus arvensis*, *Reichardia tingitana* (DAHLGREN 1920), *Crepis biennis* (SCHNARF 1919), *blattarioides* (wahrscheinlich; DAHLGREN 1920), *Hieracium aurantiacum* (SCHNARF 1919), *flagellare* (ROSENBERG 1907). — Nu E *Helianthus annuus* (HOFMEISTER 1849, DAHLGREN 1924), *Dahlia coronata* (PALM 1915), *Merckii* (DAHLGREN 1924), *Dimorphotheca pluvialis*, *Ursinia anthemidioides*, *Carduus cernuus*, *Cirsium arachnoideum*, *Silybum marianum* (DAHLGREN 1924), *Centaurea dealbata* (DAHLGREN 1920), *scabiosa*, *glastifolia*, *Mulina*, *Candolleana* (DAHLGREN 1924), *Grindelia squarrosa* (HOWE 1926), *Arctium tomentosum* (SVENSSON 1925, S. 158). — Endospermhaustorien fehlen. Wohl führt LAVIALLE (1911) eine Anzahl Arten, darunter *Sonchus oleraceus*, an, bei welchen eine Art Endospermhaustorium vorkommen soll. DAHLGREN (1920) wies die Unrichtigkeit dieser Behauptung für *Sonchus*, *Lampsana* und *Cichorium* nach.

Alismataceae. He E *Sagittaria variabilis* (SCHAFFNER 1897 a), *lancifolia* (COOK 1907 a).

Butomaceae. He E *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913; vgl. S. 349, Abb. 40, Fig. 1), *Limnocharis emarginata* (HALL 1902).

Hydrocharitaceae. He E *Vallisneria spiralis* (BURE 1903), *Helodea canadensis* (WYLIE 1904, RIDDLE 1905 b), *Ottelia lancifolia* (PALM 1915). — Nu E vielleicht bei *Enalhus acoroides* (SVEDELIUS 1904).

Scheuchzeriaceae. He E vielleicht bei *Scheuchzeria palustris* (HOFMEISTER 1859). — Nu E *Triglochin maritimum* (SCHNARF 1925)⁴⁾, *Lilaea subulata* (CAMPBELL 1898).

Aponogetonaceae. He E *Aponogeton ulvaceus*, *violaceus*, *Guilloti*, *quadrangularis* (AFZELIUS 1920)⁵⁾.

¹⁾ Zweifelhafte Angabe über Nu E bei *Stylidium squamellosum* bei BURNS (1900).

²⁾ Dagegen fand HOLMGREN (1919) bei *E. annuus* Nu E.

³⁾ Dagegen gab SCHWERE (1896) Nu E an.

⁴⁾ PALM (1915) vermutete auf Grund einiger Angaben bei HILL (1900) Nu E.

⁵⁾ SERGUÉEFF (1907) gab für *A. distachyus* Nu E an; AFZELIUS bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe.

Potamogetonaceae. He E *Potamogeton pauciflorus* (WIEGAND 1898), *foliosus* (WIEGAND 1900), *lucens* (COOK 1908), *natans* (HOLFERTY 1901), *Zanichellia palustris* (CAMPBELL 1897), *Ruppia rostellata* (MURBECK 1902b). — Nu E *Zostera marina* (ROSENBERG 1901a), *Ruppia maritima* (GRAVES 1908).

Najadaceae. He E *Najas flexilis* (wahrscheinlich; CAMPBELL 1897), *major* (vielleicht; GUIGNARD 1901a).

Triuridaceae. Nu E *Sciaphila* sp. (WIRZ 1910), *caudata* (POULSEN 1886, Taf. 14, Fig. 6).

Liliaceae. He E *Tofieldia calyculata* (SEELIEB 1924), *Heloniopsis breviscapa* (ONO 1926)¹⁾. — Nu E *Gloriosa virescens*, *Rothschildiana* (AFZELIUS 1898), *Tricyrtis hirta* (IKEDA 1902), *Colchicum autumnale* (HEIMANN-WINAWER 1919), *Merendera caucasica* (HOFMEISTER 1861), *Asphodelus albus* (HOFMEISTER 1849), *Hymenocallis lutea* (HOFMEISTER 1861), *Hemerocallis fulva* (SOLTWEDEL 1882), *Gagea arvensis*, *silvestris* (HOFMEISTER 1849), *bohemica* (NEMEC 1923), *Allium odorum*, *Nothoscordum fragrans* (STRASBURGER 1879), *Lilium longiflorum* (DIXON 1895 b), *croceum* (STRASBURGER 1882 b, SOLTWEDEL 1882), *martagon* (GUIGNARD 1889, 1891 b), *philadelphicum* (COULTER, CHAMBERLAIN und SCHAFFNER 1897), *Fritillaria imperialis* (DIXON 1896, STRASBURGER 1882 b, SAANE 1906), *Tulipa Gesneriana* (ERNST 1901), *Erythronium americanum*, *albidum* (1901), *Galtonia candicans* (A. MEYER 1901), *Veltheimia viridiflora* (HOFMEISTER 1861), *Agraphis cernua* (GUIGNARD 1882 a), *Yucca glauca* (FOLSOM 1916), *Dasyllirion acrostichum* (WENT und BLAAUW 1905), *Asparagus officinalis* (ROBBINS und BOWTHICK 1925), *Clintonia borealis* (R. W. SMITH 1911), *Paris quadrifolia* (ERNST 1902).

Cyanastraceae. Nu E *Cyanastrum Johnstoni* (FRIES 1919).

Pontederiaceae. He E *Heteranthera limosa* (COKER 1907), *Eichhornia crassipes* (COKER 1907), *Pontederia cordata* (COKER 1907, R. W. SMITH 1908).

Amaryllidaceae. He E *Izolirion montanum*, *Hypoxis decumbens* (STENAR 1925 b). — Nu E *Clivia nobilis* (STRASBURGER 1882 b), *Galanthus nivalis* (SOLTWEDEL 1882, GUIGNARD 1891 b), *Leucojum vernum* (HOFMEISTER 1861, GUIGNARD 1891 b, STENAR 1925 b), *aestivum* (SOLTWEDEL 1882), *Cooperia Drummondii* (CHURCH 1916), *Zephyranthes texana* (PACE 1913)²⁾, *Crinum* sp. (SCHLIMBACH 1924), *Bomarea Caldassii* (STENAR 1925 b).

Iridaceae. Nu E *Romulea Bulbocodium*, *Columnae* (FERRARIS 1902), *Iris pseudoacorus* (SAWYER 1925), *Tritonia crocata* (HOFMEISTER 1861).

Juncaceae. He E *Distichia muscoides*, *Juncus bufonius*, *squarrosus*, *lamprocarpus*, *compressus*, *filiformis*, *Luzula pilosa*, *campestris*, *multiflora* (BRENNER 1922)³⁾.

Bromeliaceae. He E *Tillandsia usneoides* (BILLINGS 1904)⁴⁾, *Ananassa sativa* var. *microcephala* (TISCHLER 1913).

Dioscoreaceae. Nu E *Dioscorea sinuata*, *caucasica* (SUESSENGUTH 1919).

Taccaceae. Nu E *Tacca cristata* (SUESSENGUTH 1919), *Schizocapsa plantaginea* (HÄKANSSON 1921).

Burmanniaceae. Ze E *Thismia Luetzelburgii* (GOEBEL und SUESSENGUTH 1924), vielleicht auch bei *Burmattia capitata* (JOHOW 1885) — He E *Thismia javanica* (BERNARD und ERNST 1910), *clandestina*, *Versteegii* (BERNARD und ERNST 1911), *Burmattia candida*, *Championii* (BERNARD und ERNST 1912 a), *coelestis* (ERNST und BERNARD 1912 b), *tuberosa* (BERNARD und ERNST 1914).

Commelinaceae. Nu E *Commelina coelestis*, *Tinnantia fugax*, *Tradescantia virginica*, *albiflora*, *Aneilema acuminata* (STENAR 1925 b).

Xyridaceae. Nu E *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914). — In einem späteren Stadium Abgrenzung der basalen Endospermmasse durch eine Wand⁵⁾.

¹⁾ Ferner hat auch *Ornithogalum nutans* He E (nicht veröffentlichte Beobachtung des Verfassers).

²⁾ Vielleicht aber doch He E nach einer von PACE erwähnten Einzelheit. Die Autorin sagt bezüglich des ersten Teilungsschrittes: „Here the wall was formed, but it quickly disappears, for the endosperm contains many nuclei before permanent walls appear“ (vgl. auch STENAR 1925 b, S. 100). — JACOBSSON-STIASNY (1914, S. 89) äußert die Vermutung, daß bei *Hippeastrum* ein gekammertes Endosperm vorkommt, da HOFMEISTER (1861) bei dieser Pflanze das Auftreten einer Antipode beschreibt.

³⁾ Vgl. auch M. LAURENT (1903 a, 1904), der die basale Endospermzelle vielfach gesehen, aber für eine Antipodenzelle gehalten hat.

⁴⁾ Bei *Tillandsia recurvata* fand BIRGE (1911) Nu E.

⁵⁾ PALM (1915, S. 29) ist daher geneigt, *Xyris* ein He E zuzuschreiben; DAHLGREN (1923, S. 16) sieht dagegen in dem Verhalten dieser Pflanze — vorausgesetzt, daß die Darstellung WEINZIEHERS richtig ist — nur eine interessante Analogie zum He E.

Eriocaulaceae. Vielleicht **He E** *Eriocaulon septangulare* (R. W. SMITH 1910; vgl. diesbezüglich PALM 1915).

Centrolepidaceae. **Nu E** *Centrolepis tenuior* (HIERONYMUS 1872).

Cyperaceae. **Nu E** *Cyperus natalensis* (SUESSENGUTH 1919), *Carex ericetorum*, *caryophyllacea*, *pilulifera*, *panicea*, *digitata* (HEILBORN 1918).

Gramineae. **Nu E** *Zea mays* (GUIGNARD 1901 c), *Sorghum bicolor* (HOFMEISTER 1849), *halepense* (HOFMEISTER 1861), *Eleusine caracana* (GUÉRIN 1898), *Oryza sativa* (KUWADA 1910), *Ehrharta panicea* (FISCHER 1880), *Avena fatua* (CANNON 1909), *sativa* (TANNERT 1905), *flavescens* (SHADOWSKY 1926), *Nardus stricta* (COULON 1923), *Hordeum vulgare* (HOFMEISTER 1861), *Triticum vulgare* (GOLINSKI 1893), *compactum* var. *splendens* (KOERNICKE 1896), *Secale cereale* (GOLINSKI 1893), *Aegilops ovata* (SCHNARF 1926), *Coleanthus subtilis* (SCHNARF 1926), *Andropogon caucasicum*, *Tragus racemosus*, *Paspalum dilatatum*, *Optismenus undulatifolius*, *Agrostis canina*, *Diplachne serotina*, *Cynodon dactylon* (SHADOWSKY 1926), *Poa pratensis*, *compressa* (A. M. ANDERSEN 1927).

Musaceae. **Nu E** *Musa coccinea*, *sapientum* (TISCHLER 1913; vgl. ferner HUMPHREY 1896)¹⁾.

Zingiberaceae. **He E** *Amomum Danielli* (PALM 1915, S. 25)²⁾.

Cannaceae. **Nu E** *Canna indica* (WIEGAND 1900, HUMPHREY 1896).

Marantaceae. **Nu E** (vgl. SCHACHNER 1924).

Orchidaceae. **Nu E** *Cypripedium spectabile*, *parviflorum*, *pubescens* (PACE 1907), *Paphiopedilum insigne*, *Chamacorchis alpina* (AFZELIUS 1916). Im übrigen erscheint die Endospermbildung, soweit bekannt, vollkommen unterdrückt.

Palmae. **Nu E** *Phoenix dactylifera* (LLOYD 1910), *Nipa fruticans* (KARSTEN 1891), *Pinanga Kuhlei* (VOIGT 1888), *Actinophloeus Macarthurii* (RADERMACHER 1925), ferner unbestimmte Calameen sp. sp. (VOIGT 1888).

Araceae³⁾. **Ze E** *Anthurium violaceum* var. *leucocarpum* (CAMPBELL 1900, 1905), *Nepenthes liberica* (CAMPBELL 1905), *Aglaonema commutatum* (CAMPBELL 1900, 1905), *Zantedeschia aethiopica* (wahrscheinlich; MICHELL 1916), *Spathicarpa sagittifolia* (CAMPBELL 1905), *Arum maculatum* (JACOBSSON-PALAY 1920 a), *ternatum*, *orientale* (wahrscheinlich; HOFMEISTER 1861), *Arisarum vulgare* (JACOBSSON-PALAY 1920 b), *Pistia stratiotes* (HOFMEISTER 1861). — **He E** *Arisaema triphyllum* (PICKETT 1913, 1916; vgl. auch GOW 1908), *Pothos longifolia* (wahrscheinlich; HOFMEISTER 1861). — **Nu E** *Lysichiton kamschatcense* (CAMPBELL 1899 c), *Nepenthes Gravenreuthii* (?; GOW 1908), *Aglaonema versicolor*, *Dieffenbachia Darquiniana* (GOW 1908), *Acorus gramineus* (MÜCKE 1908), *Symplocarpus foetidus* (ROSENDAHL 1909).

Lemnaceae. **Ze E** *Lemna trisulca* (JÖNSSON 1879/80).

Pandanaceae. **Nu E** *Pandanus Artocarpus*, *odoratissimus*, *coronatus* (CAMPBELL 1911).

Sparganiaceae. **Nu E** *Sparganium simplex* (CAMPBELL 1899 b, 1899 c; vgl. auch SCHÜRHOFF 1920 b).

Typhaceae. **Nu E** *Typha minima* (SCHOENEBECK 1924).

7. Bemerkungen über das Verhältnis der Endospermtypen zueinander

Die Frage, ob der nukleäre oder der zelluläre Entwicklungstypus als der ursprüngliche zu betrachten sei, ist uns im früheren wiederholt aufgetaucht. Auch daß der helobiale Typus als ursprünglich überhaupt nicht in Betracht kommt, erscheint nach dem früheren klar; dieser ist als ein Übergangstypus zu betrachten, gleichgültig ob wir eine Entwicklung im Sinne **Nu E** → **He E** → **Ze E** oder im Sinne **Ze E** → **He E** → **Nu E** annehmen.

¹⁾ PALM (1915, S. 25) steht den Angaben über **Nu E** in dieser Familie und bei den Scitamineen überhaupt zweifelhaft gegenüber; er vermutet, daß die Bildung einer Basalzelle (also **He E**) vielfach übersehen wurde.

²⁾ Vgl. auch die Angaben LÖTSCHERS (1905), daß bei *Elettaria* und *Costus* nur eine Antipode vorkommen soll; vgl. ferner SCHACHNER (1924).

³⁾ Manche der Angaben über diese Familie sind sicher revisionsbedürftig.

Die wichtigste Methode zur Beurteilung der Frage, ob das **Ze E** oder das **Nu E** ursprünglicher sei, ist der Vergleich mit den bisherigen Ergebnissen der phylogenetisch-systematischen Forschung innerhalb der Angiospermen. Das primitivere Verhalten ist in den phylogenetisch älteren, das abgeleitete in den neueren Formenkreisen zu erwarten. Leider sind aber gerade die Grundfragen über den Zusammenhang der als natürlich erkannten Ordnungen und Klassen Gegenstand der Erörterung, so daß sich ein subjektiver Standpunkt bei der Durchführung des Vergleiches nicht ganz ausschließen läßt.

In der folgenden Tabelle sind die Angiospermenordnungen und das bei ihnen beobachtete Auftreten der Endospermtypen in übersichtlicher Weise zusammengestellt, wobei WETTSTEINS (1924) System als Grundlage dient. Es wurden dabei diejenigen Ordnungen, in denen nach unseren heutigen Kenntnissen nur nukleares Endosperm vorkommt, von den übrigen gesondert.

Dicotyledones

Verticillatae Nu E

Fagales Nu E

Myricales Nu E

Leitneriales Nu E

Juglandales Nu E

Salicales Nu E

Urticales Nu E

Piperales Nu E, Ze E

Santalales Ze E

Polygonales Nu E

Centrospermae Nu E

Tricoccae Nu E, Ze E

Hamamelidales Nu E

Polycarpicae Nu E, He E, Ze E

Rhoeadales Nu E

Parietales Nu E, Ze E

Guttiferales Nu E (Ze E?)

Rosales Nu E, He E, Ze E

Myrtales Nu E, Ze E

Columniferae Nu E

Gruinales Nu E, He E

Terebinthales Nu E

Celastrales Nu E, Ze E

Rhamnales Nu E

Umbelliflorae Nu E, Ze E

Plumbaginales Nu E

Primulales Nu E

Bicornes (Nu E?), Ze E

Diospyrales Ze E

Tubiflorae Nu E, He E, Ze E

Contortae Nu E, Ze E

Ligustrales Ze E

Rubiales Nu E, Ze E

Cucurbitales Nu E

Synandreae Nu E, Ze E

Monocotyledones

Helobiae Nu E, He E*Liliiflorae* Nu E, He E*Enantioblastae* Nu E (He E?)*Cyperales* Nu E*Glumiflorae* Nu E*Scitamineae* Nu E, He E*Gynandrae* Nu E*Spadiciflorae* Nu E, He E, Ze E*Pandanales* Nu E

Der Gesamteindruck der Tabelle ist der, daß innerhalb der Monochlamydeen das Nu E vorherrscht, daß dieses dagegen innerhalb der Sympetalen sehr zurücktritt, wogegen das zellulare überwiegt. Innerhalb der Dialypetalen finden wir neben rein nuklearen Reihen auch solche, in denen auch He E und Ze E auftritt, wobei aber die letzteren Typen, wie aus den Anführungen im speziellen Teile hervorgeht, nie so vorherrschen, wie in denjenigen Reihen, welche den „Kern“ der Sympetalen ausmachen. So bei den Dikotyledonen, wo wir also den Eindruck gewinnen, daß das nukleare Endosperm bei den als ursprünglicher zu betrachtenden Reihen dominiert, während bei den abgeleiteten das zellulare immer mehr zur Geltung kommt. Daß bei den Monocotyledonen verschiedene Typen auftreten, kann dann demjenigen nicht auffallen, der diese Klasse als abgeleitet betrachtet.

Jedenfalls macht es diese Verteilung der Endospermtypen unwahrscheinlich, daß die Art der Endospermbildung in einseitiger Weise als eine rein exomorphe Erscheinung gewertet werden kann, wenn auch eine Beziehung zur Form des Embryosackes¹⁾ besteht, wie es schon HOFMEISTER angedeutet und STRASBURGER (1905a, S. 226) auf folgende Weise formuliert hat: „Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier daran zu erinnern, daß die Endospermbildung in den Samenanlagen der Angiospermen nur da durch freie Kernteilung eingeleitet wird, wo die sekundäre Embryosackhöhlung noch an Größe zunimmt, nicht dort, wo sie wie vorwiegend bei Dikotylen nur langsam wächst. Ob also die Endospermbildung durch freie Kernteilung und hierauf folgende Vielzellbildung oder durch succedane Zellteilung erfolgt, wird somit durch wechselseitige Korrelationen bedingt und hat nichts mit einer phylogenetischen Ableitung von der durch freie Kernteilung eingeleiteten Proembryobildung in den Eiern der Cycadeen zu tun.“

Es ist nicht anzunehmen, daß STRASBURGER mit dieser Bemerkung überhaupt jede systematische Bedeutung der Endospermbildung leugnen wollte. Schließlich gibt es wohl kaum ein Merkmal, das im Verlaufe der Phylogenie nicht exomorph beeinflußt werden könnte. STRASBURGERS Ansicht ist nur gegen eine einseitige Überschätzung, gegen einen Versuch gerichtet, die Endospermbildung für sich allein als Wegweiser bei der phylogenetischen Forschung zu benutzen. Dieser Überschätzung hat sich auch SAMUELSSON (1913, S. 140), der den Wert

¹⁾ Vgl. darüber auch die Ansicht SUESSENGUTHS (1927). Dieser tritt dafür ein, daß Enge des Embryosackes die zellulare Endospermentwicklung bedinge, wobei es jedoch nicht auf die Enge des Embryosackes an sich ankomme, sondern auf das Verhältnis, das zwischen dem Durchmesser der Endospermkerne und dem des Embryosackes bestehe.

dieses Merkmals innerhalb der Bicornes in so glänzender Weise vorgezeigt hat, nicht schuldig gemacht, wenn er schreibt: „Ich glaube, daß seine (nämlich des Endosperms) Bedeutung etwa ebenso groß ist wie z. B. die Sympetalie oder Choripetalie der Blüten, die Zahl der Integumente, der Bau des Nuzellus der Samenanlagen, Faktoren, deren Bedeutung niemand leugnet, obgleich sie in gewissen Verwandtschaftskreisen auch bei zweifellos nahe verwandten Typen erheblich wechseln.“

Einen Standpunkt über die Frage, ob das nukleare oder zelluläre Endosperm ursprünglicher ist, könnte man dann a priori einnehmen, wenn wir sicher wüßten, welchen morphologischen Wert wir dem Endosperm zuerkennen müssen, wenn wir z. B. vollkommen klar erkennen könnten, ob es ein verzögertes Gymnospermenprothallium oder ein modifizierter Embryo ist; aber auch da wäre es schwer ein Urteil zu gewinnen, weil es Embryonen gibt, die sich nuklear, und solche, die sich zellular entwickeln, und gegen eine solche Verwertung richtet sich auch in erster Linie die oben angeführte Bemerkung STRASBURGERS.

Wir können also nur auf Grund der innerhalb der Angiospermen bekannten Befunde den Versuch machen, die Richtung zu bestimmen, in welcher sich die Entwicklung des Endosperms in der Stammesgeschichte vollzogen hat. Der Tatsache, daß sich in denjenigen Zweigen der Angiospermen, die mehr oder weniger allgemein als die jüngsten gelten, das Vorkommen des zellularen Endosperms stärker hervortritt, haben sich zahlreiche Forscher nicht entzogen. SAMUELSSON (1913) hat aus dieser Tatsache den Schluß gezogen, daß der zelluläre Haupttypus phylogenetisch jünger ist als der nukleare, und dieser Auffassung sind — um nur einige zu nennen — auch JUEL (1907) und SVENSSON (1925, 1926). Eine gewisse Rolle spielt bei dieser Entscheidung zum Teil auch der Umstand, daß das Prothallium der Gymnospermen auf dem nuklearen Wege entsteht. Diese Begründung wird allerdings nur demjenigen einleuchten, der fest davon überzeugt ist, daß das Endosperm der Angiospermen dem Prothallium der Gymnospermen homolog ist¹⁾.

Indes ist die Ansicht, daß in dem nuklearen Endosperm das primitive Verhalten zu sehen ist, keine allgemeine. JACOBSSON-STIASNY (1914) vermeidet es überhaupt, eine entschiedene Zustimmung oder Ablehnung dieser Ansicht zu äußern; sie spricht davon, daß die Entwicklung des Endospermtypus so wie die von anderen Merkmalen in den verschiedenen Abteilungen des Systems nicht gleichsinnig, sondern im „Zickzack“ verläuft, daß also mit anderen Worten in gewissen Gruppen eine Entwicklung vom nuklearen zum zellularen Endosperm, in anderen eine umgekehrte stattgefunden hat. DAHLGREN (1924) hält wohl auch den nuklearen Typus für primitiver, ist aber auch der Ansicht, daß in manchen Fällen ein Übergang vom zellularen zum nuklearen stattgefunden hat; er hält es also ganz gut für möglich, daß das nukleare Endosperm verschiedener Entstehung sein kann, einmal primitiv, ein anderesmal sekundär aus dem nuklearen entstanden.

Daß ein Übergang in dem letzteren Sinne angenommen werden darf, wurde auch bei der Besprechung verschiedener Zwischenformen

¹⁾ Eine eigentümliche Auffassung der Endospermtypen bei PALM (1915, S. 31 ff.). Da bei den Magnoliaceae, die er für eine primitive Gruppe hält, zelluläres und nukleäres Endosperm vorkommen, hält er beide Entstehungsweisen für gleich primitiv. Vgl. über diese Ansicht auch die kritischen Ausführungen bei SVENSSON (1925, S. 151).

zwischen dem nuklearen und zellularen Endosperm und einiger Fälle des helobialen Endosperms im früheren angedeutet. Es wurde z. B. darauf hingewiesen, daß die Endospermbildung von *Phacelia Parryi* (vgl. S. 345, Abb. 39, Fig. 6—8) sich eher als Übergang vom zellularen zum nuklearen Typus auffassen lasse als umgekehrt. Dasselbe gilt für das Verhalten von *Lappula* (vgl. STENAR 1925b, S. 120) und von *Hyoscyamus niger* (SVENSSON 1926). Die einfachste Erklärung dieser Fälle scheint die Annahme zu bieten, daß starkes Wachstum der Endosperm-anlage in frühen Endospermzellstadien eine solche Verteilung des Zytoplasmas zur Folge hat, daß die Fortsetzung der Zellbildung nicht möglich ist. Bei *Hyoscyamus* und bei *Phacelia Parryi* sehen wir, daß zunächst zwei bis vier übereinanderliegende Endospermzellen gebildet werden, in denen das Zytoplasma als periphere Wandschicht liegt. In solchen wird die Wandbildung bis auf weiteres unterdrückt; sie kann wegen der Verteilung des Zytoplasmas nicht durchgeführt werden. Als Beleg in dieser Hinsicht kann angeführt werden, daß SVENSSON (1925, S. 31, Fig. 35) bei *Phacelia Parryi* in einer der primären Endospermzellen deutliche Zellplatten zwischen je zwei Kernen abbildet. Es kann ferner darauf hingewiesen werden, daß bei *Hyoscyamus* in der mikropylaren der beiden Endospermzellen, die meistens gebildet werden, entweder Zellbildung oder freie Kernteilung stattfindet. Dieses variable Verhalten findet dadurch seine einfachste Erklärung, daß in manchen Fällen die mikropylare Endospermzelle kleiner, in anderen größer ausfällt. Im ersteren Falle ist eine Zellteilung möglich, im letzteren findet nur Kernteilung statt. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Lappula echinata*, aber doch auch recht ähnlich: eine in der Längsrichtung angelegte primäre Wand, die wegen der großen zentralen Vakuole nicht bis zur Basis des Embryosackes ausgebaut werden kann, und die Folge ist, daß nur im mikropylaren Teil des Embryosackes Zellbildung, im chalazalen freie Kernteilung stattfindet. Nach dieser Auffassung sind also die als Beispiele genannten intermediären Endosperme reduzierte zelluläre und nicht, wie es SVENSSON meint, als Übergänge vom nuklearen zum zellularen Typus aufzufassen. SVENSSON, der wie erwähnt an eine streng gerichtete Entwicklung vom nuklearen zum zellularen Endosperm glaubt, versucht bezüglich der Boraginaceae seine Ansicht durch eine hypothetische Erklärung glaubhafter zu machen. Für ihn ist auch hier das nukleäre Endosperm das primitive und er stellt sich vor, daß reichliche Nahrungszufuhr im funikularen Teile des Embryosackes, wo bei den Übergangsformen zuerst die Zellbildung stattfindet, „die Erzeugung der spezifischen, für eine Wandbildung notwendigen Hormone“ bedingt. Diese an sich etwas zu sehr hypothetisch klingende Annahme steht vor allem mit der Tatsache im Widerspruch, daß in Haustorien und haustoriellen Bildungen, die doch offenbar gut mit Nährstoffen versorgte Partien des Endosperms sind, deutlich die Tendenz zum Ausdruck kommt, die Zellteilung, also die Wandbildung zu unterdrücken.

Unter solchen Umständen erscheint es wohl gerechtfertigter, bei den Boraginaceae, den Hydrophyllaceae und den Solanaceae anzunehmen, daß die zelluläre Endospermbildung zunächst zu den besprochenen intermediären Formen und dann weiterhin zum rein nuklearen Typus übergeht. Ein ähnlicher Übergang hat vermutlich auch bei den

Compositae stattgefunden. Dafür, daß hier das zellulare Endosperm das ursprüngliche ist, spricht vor allem seine weite Verbreitung in der Familie, aber vor allem auch die Tatsache, daß es bei den verwandten Familien der Lobeliaceae und Campanulaceae auftritt. DAHLGREN, dem wir in erster Linie die genauere Kenntnis der Endospermverhältnisse bei den Compositae verdanken, vertritt nun — nach der hier vertretenen Auffassung mit Recht — den Standpunkt, daß das nukleare Endosperm in der Familie aus dem zellularen hervorgegangen ist.

Der Verfasser selbst (SCHNARF 1925) hat einen ähnlichen Standpunkt bei der Besprechung der Endospermbildung der Helobiae eingenommen und das bei diesen vorherrschende helobiale Endosperm als ein abgebautes zellulares betrachtet. Zur Begründung dieser Auffassung wurden ähnliche trophische und Raumverhältnisse, wie sie im früheren bei der Besprechung der Boraginaceae erörtert wurden, herangezogen und ferner darauf hingewiesen, daß diese Deutung sehr wohl mit der Auffassung im Einklange steht, daß die Monokotyledonen im allgemeinen und die Helobiae im besonderen von Formen abstammen, die den heutigen Polycarpicae nahe stehen. Bei diesen finden wir aber zellulare und helobiale Endospermbildung neben der nuklearen und die letztere dürfte in dieser Verwandtschaft abgeleitet sein, eine auch von SCHÜRHOFF (1923, S. 79; 1926a) vertretene Ansicht. Die Vermutung liegt also nahe, daß innerhalb der ganzen Klasse der Monokotyledonen die zellulare Endospermbildung als ursprüngliches altes Polycarpicae-Merkmal zu betrachten ist, das in den einzelnen Reihen der Monokotyledonen nur mehr selten erhalten und entweder zum helobialen oder schon zum nuklearen Typus abgebaut worden ist. Das Vorkommen des helobialen Endosperms bei den Liliaceae (und zwar hier gerade in der vermutlich primitivsten Gruppe der Melanthoideae), Pontederiaceae, Amaryllidaceae, Juncaceae, Bromeliaceae, Zingiberaceae, das Vorkommen von zellularem und helobialem Endosperm bei den Burmanniaceae und Araceae findet seine einfachste Erklärung (vgl. auch ONO 1926, S. 103). Zugunsten einer solchen Auffassung, die das nukleare Endosperm der Monokotyledonen als sekundäre Erscheinung charakterisiert, spricht es, daß gerade in nuklearen Endospermen monokotyler Pflanzen das Auftreten ephemerer Zellplatten zwischen freien Endospermkernen beobachtet worden ist (vgl. die Ausführungen auf S. 325, ferner PACE 1913).

Es würde zu weit führen, hier im einzelnen zu erörtern, ob wir noch in anderen Verwandtschaftskreisen eine Entwicklung des nuklearen Endosperms aus dem zellularen annehmen dürfen. Hier genügt es festzustellen, daß eine solche Entwicklung in manchen Fällen wahrscheinlich stattgefunden hat. Eine andere Frage, die sich naturgemäß jetzt erhebt, ist, ob wir überhaupt nur eine solche Entwicklungsrichtung annehmen dürfen.

Der Gedanke, daß das zellulare Endosperm das ursprüngliche und das nukleare von diesem abgeleitet sei, wurde von COULTER und CHAMBERLAIN erwogen, wie aus folgender Äußerung dieser Autoren (1903, S. 172) hervorgeht: „Even when the endosperm begins with free nuclear division, a rudimentary plate often appears, suggesting derivation from an endosperm in which nuclear division was followed by cellformation“; doch anschließend an diese Meinung heben sie die Ähnlichkeit

des nuklearen Endosperms mit dem weiblichen Prothallium der Gymnospermen und mit den ersten Entwicklungsstadien des Embryos der Cycadales und anderer Gymnospermen hervor. COULTER und CHAMBERLAIN scheinen somit doch nicht ernstlich an eine primitive Stellung des zellularen Endosperms im allgemeinen zu glauben. Übrigens ist die Zahl der einwandfrei festgestellten vergänglichen Zellplatten zwischen freien Endospermkernen sehr unbedeutend, wie oben erwähnt wurde (vgl. auch S. 325).

In jüngster Zeit vertritt SCHÜRHOFF (1926a) den Standpunkt, daß das zellulare Endosperm unbedingt als primitiv zu betrachten sei. Sein Gedankengang wird am besten durch einige Anführungen gekennzeichnet: „Um den Embryo möglichst schnell mit Nährstoffen zu versorgen, werden entweder Haustorien gebildet, oder aber der ganze Embryosack wird zum Haustorium, indem die Zellbildung unterbleibt und ein nukleares Endosperm gebildet wird. Wir finden daher ein zelluläres Endosperm bei sehr spezialisierten Typen dann entwickelt, wenn Haustorien ausgebildet werden, z. B. mikropylare und chalazale Endospermhaustorien oder Suspensorhaustorien oder Synergidenhaustorien oder Antipodenhaustorien. Bei Ausbildung von Haustorien kann der Weg der Nährstoffzuleitung noch dadurch abgekürzt werden, daß die Nährstoffe nicht erst im Nuzellus abgelagert, bezw. durch ihn hindurch transportiert werden müssen und infolgedessen finden wir in solchen Fällen so gut wie immer eine tenuinuzellat Samenanlage. Wird dagegen das Endosperm nuklear, so verzichtet es darauf, dem Nährstoffstrom entgegen zu wachsen und bedarf in unmittelbarer Umgebung eines nährstoffreichen Gewebes. Wir haben daher bei nuklearem Endosperm gewöhnlich eine krassinuzellat Samenanlage.“

Diese Anschauung führt zu der Konsequenz, daß die Haustorienbildung die primäre Erscheinung und die Voraussetzung dafür ist, daß sich Endosperm auf dem Wege der Zellteilung entwickelt; sie macht ferner die Annahme, daß die Bildungsweise des Endosperms den Bau der Samenanlage, ob tenuinuzellat oder krassinuzellat, bestimmt. Es erscheint wohl kaum wahrscheinlich, daß diese Auffassung viele Anhänger gewinnen wird.

Im Gegensatz dazu wird hier die Auffassung vertreten, daß die ursprünglichen Angiospermen ein nukleares Endosperm besessen haben, aus welchem sich in verschiedenen Entwicklungsreihen unabhängig voneinander ein zelluläres Endosperm entwickelt hat. In einzelnen dieser Reihen dürfte jedoch auch eine Entwicklung in entgegengesetztem Sinne anzunehmen sein, da gewisse intermediäre Endosperme (helobialer Typus) eine Entstehung durch Unterdrückung der Zellteilung annehmen lassen.

Nach dieser Auffassung wird die zelluläre Endospermbildung etwa der Entomophilie vergleichbar sein. Die ursprünglichen Angiospermen waren anemophil und die aus diesen abgeleiteten Gruppen sind vielfach zur Entomophilie übergegangen. Die Richtigkeit dieser Anschauung leidet darunter nicht, daß in einzelnen dieser entomophilen Reihen auch eine Rückkehr zur Anemophilie angenommen werden muß.

Es darf nicht verhehlt werden, daß dem hier angenommenen Verhältnis der Endospermtypen in vieler Hinsicht ein hypothetischer Charakter anhaftet. Vor allem ist zu fordern, daß wir den Übergang von der nuklearen zur zellulären Endospermbildung in ähnlicher Weise durch

morphologische Reihen belegen können, wie es — wenigstens nach der Ansicht des Verfassers — bei der entgegengesetzt verlaufenden Entwicklung möglich ist. Daß uns dieser Beleg fehlt, hängt wohl damit zusammen, daß wir leichter Reduktionsvorgänge auffinden und beweisen können als Progressionen.

E. Die Entwicklung des Embryos

1. Die befruchtete Eizelle

Die befruchtete Eizelle macht im allgemeinen ein Ruhestadium, oder vielleicht besser eine Art Reifung durch, bevor sie sich zur ersten Teilung anschickt. Es zeigt sich in dieser Zeit, daß zunächst die Verschmelzung des Eikernes mit dem Spermakern kein sofortiges Durchmischen der Kernsubstanzen, sondern eher ein inniges Aneinanderschmiegen derselben ist, wobei wohl die trennenden Kerngrenzen aufgelöst werden, die sichtbaren Inhaltsbestandteile jedoch ihre Selbständigkeit eine Zeitlang bewahren. Über diese Erscheinung wurde schon früher gesprochen (vgl. S. 312); hier seien nur die übrigen Veränderungen in der Eizelle erwähnt. Im allgemeinen läßt sich da wohl zunächst hervorheben, daß in der befruchteten Eizelle die Verteilung des Zytoplasmas und wohl auch die Menge desselben eine andere wird. Vor der Befruchtung befindet sich in der Eizelle meistens an ihrer unteren, gegen den Embryosack zu gerichteten Seite das Zytoplasma angehäuft, während gegen die Mikropyle zu ein sehr großer Saft Raum liegt. Nach der Befruchtung erscheint sie ziemlich gleichmäßig von dichtem Zytoplasma erfüllt, in welchem zunächst kleinere, bei dem nun einsetzenden Wachstum der Eizelle größer werdende Vakuolen verteilt sind. Eine gute Vorstellung von diesen Reifungserscheinungen in der befruchteten Eizelle liefert die Beschreibung, die ERNST und SCHMID (1913) über diese Vorgänge bringen (vgl. Abb. 45): „Nach der Aufnahme des Spermakerns beginnt ein rasches Wachstum der Keimzelle und dauert etwa solange an, bis die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne zum Zygotenkern vollständig geworden ist. Sie schwillt während dieser Zeit etwa auf doppelte Größe an und nimmt gleichzeitig breite, flaschenförmige Gestalt an. Ein Kranz von Vakuolen und faserigem Zytoplasma in strahliger Anordnung umgibt ihren Kern, in welchem mit der Differenzierung der Chromosomen der Beginn der ersten Kernteilung eingeleitet wird.“ — Ähnliche Erscheinungen sind sicher weit verbreitet; im allgemeinen ist es nicht schwer, schon aus diesen Veränderungen zu erkennen, ob eine Eizelle befruchtet ist oder nicht.

Die Zeit, die von der Befruchtung bis zur ersten Teilung der Eizelle verstreicht, ist im allgemeinen deutlich länger als die bis zum ersten Endospermteilungsschritt; das Endosperm eilt in der Entwicklung dem Embryo voraus. Eine Vorstellung über die absolute Dauer dieses Zeitraumes mögen folgende Angaben geben. Bei *Triticum vulgare* vergehen ungefähr drei Tage nach der Befruchtung, bis die Eizelle sich zum erstenmale zu teilen beginnt, während unterdessen die Synergiden verschwunden sind und sich das Endosperm als Wandbelag entwickelt hat

(BRECHLEY 1909). Bei *Carum carvi* beträgt die Zeit von der Befruchtung bis zur Vollendung ihrer ersten Teilung vier Tage, während das Endosperm mindestens sieben Teilungsschritte durchgemacht hat (HÄKANSSON 1923)¹⁾. Sehr lange dauert die Ruhe der Eizelle bei *Viscum album*; denn diese beginnt sich erst fast zwei Monate nach der Befruchtung zu teilen (PISEK 1923). Das Extrem in dieser Richtung bildet jedoch *Colchicum autumnale*, deren Eizelle im Herbst befruchtet wird, sich aber erst nach einer vier bis fünf Monate dauernden Winterruhe zum erstenmale teilt, während freie Endospermkerne noch im Spätherbst gebildet werden (HEIMAN-WINAWER 1919; vgl. auch HOFMEISTER 1861, S. 697, FURLANI 1904, DAHLGREN 1915b).

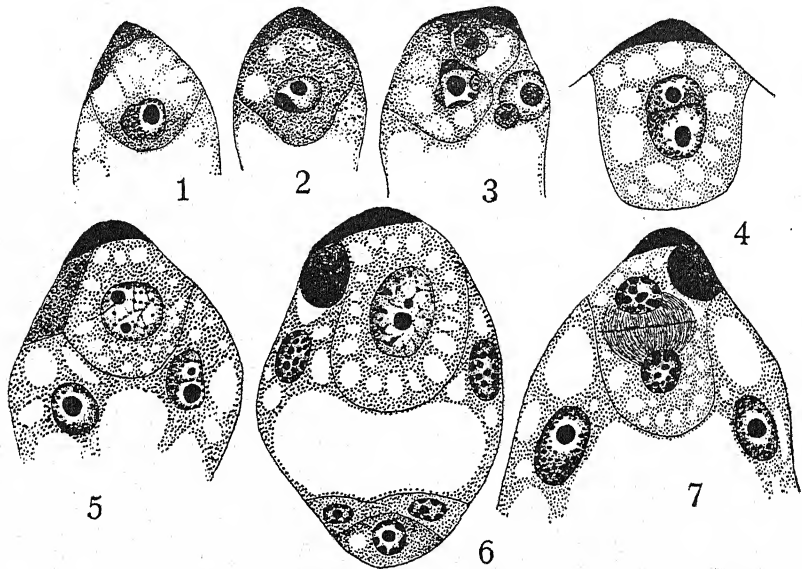


Abb. 45. *Rafflesia Patma*. Fig. 1–4. Verschmelzungsstadien zwischen Eikern und Spermakern, in Fig. 3 auch Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit dem sekundären Embryosackkern. — Fig. 5. Befruchtete Eizelle, deren Kern zwei Nukleolen enthält. — Fig. 6. Embryosack mit befruchteter Eizelle und zwei Endospermkernen. — Fig. 7. Erste Teilung der Eizelle. Nach ERNST und SCHMID. Vergr.: 450 fach.

Die Tatsache, daß die Eizelle eine Ruhe- oder besser Reifezeit durchmachen muß, bevor sie sich zum erstenmale teilt, ist zweifellos von besonderem Interesse. Zum Teil steht sie mit der Frage in Zusammenhang, woher die Entwicklungsanregung stammt, welche den Teilungsvorgang auslöst. HABERLANDT hat in den Arbeiten, welche sich mit der Entwicklungserregung durch Nekrohormone beschäftigen, wiederholt die Frage erörtert, ob man diese auch für die Entwicklung der normal befruchtungsbedürftigen Eizelle verantwortlich machen könne (vgl. darüber Seite 302), und er stellt sich vor, „daß sich die befruchtete Eizelle deshalb teilt, weil sie beim Eindringen des Spermatozoons, bezw. des Eikerns,

¹⁾ Natürlich gestatten diese Zahlen auch für die betreffende Art keine Verallgemeinerung; sie dürften vielmehr von dem Klima des Beobachtungsortes und der herrschenden Witterung abhängig sein.

mechanisch verletzt worden ist und teilungsauslösende Wundhormone gebildet hat. Wir bewegen uns aber noch innerhalb des hier entwickelten Gedankenkreises, wenn wir ergänzend hinzufügen, daß in manchen Fällen vielleicht auch Abbauprodukte von Plasmateilen des in die Eizelle eingedrungenen Spermatozoons oder vom entleerten Pollenschlauchinhalt als entwicklungsregende Nekrohormone dienen oder daß das Spermatozoon Stoffe ausscheidet, die das Plasma der Eizelle schädigen und so zur Bildung von Teilungshormonen Veranlassung geben“ (HABERLANDT 1922b, S. 165). Aber selbst dann, wenn wir uns auf den Standpunkt dieser Hypothese stellen, können wir uns nicht erklären, warum sich der primäre Endosperm so bald, die Eizelle aber meist mehr oder weniger verspätet teilt. Das Wesen des Reifungsprozesses kennen wir eben nicht.

Die Entwicklung der befruchteten Eizelle zum Embryo geht bei den Angiospermen durch Zellteilung vor sich, im Gegensatz zu den Gymnospermen, bei welchen Zellbildung im Embryo vielfach erst stattfindet, nachdem durch meist simultan verlaufende Kernteilungen eine mehrkernige Zelle gebildet worden ist. Die einzige¹⁾ in der Literatur angeführte Ausnahme bezieht sich auf *Moringa oleifera*, deren Eizelle nach RUTGERS (1923) anfangs nur freie Kernteilungen erfährt; erst nach dem 16-kernigen Stadium soll Wandbildung stattfinden und dann die Gleichzeitigkeit der Teilungen aufhören. Diese Ausnahme von der Regel ist so auffallend, daß wir entweder an ihrer Richtigkeit zweifeln oder vielleicht ihre Erklärung in abnormen Fortpflanzungsverhältnissen suchen müssen. Freie Kernteilung in der Eizelle kommt nämlich als Abnormität tatsächlich vor und wurde von TISCHLER (1913) in parthenokarpen Früchten von *Ficus carica* beobachtet.

Die Eizelle macht im allgemeinen vor der ersten Zellteilung keine auffällige Gestaltveränderung durch. Nur bei gewissen Pflanzen, die vorwiegend der Ordnung der Tubifloren und nur zum Teil anderen Verwandtschaftskreisen angehören, ist die merkwürdige Erscheinung beobachtet, daß die Eizelle nach der Befruchtung ohne Zell- oder Kernteilung zu einem langen, oft einem Pollenschlauch²⁾ ähnlichen Faden auswächst. Erst wenn das Schlauchende in der Mitte des Embryosackes angelangt ist, wo sich unterdessen die Hauptmasse des Endosperms herauszubilden begonnen hat, tritt in dem etwas birnförmig angeschwollenen Ende der Eizelle die erste Querteilung auf, der rasch die weiteren Zellteilungen folgen. Dieses Verhalten der befruchteten Eizelle ist insbesondere in folgenden Familien beobachtet:

Loasaceae (HOFMEISTER 1859, KRATZER 1918),

Hippuridaceae (JUEL 1911, SOUÈGES 1922d),

Pirolaceae (HOFMEISTER 1859, KOCH 1882, SAMUELSSON 1913 u. a.),

Epacridaceae (BROUGH 1923, 1924),

¹⁾ Abgesehen von einer Bemerkung KRATZERS (1918) über *Blumenbachia Hieronymi*: „Der aus der Eizelle hervorstwachsende Embryonalschlauch zeigt in seinem Innern ein bis zwei Kernteilungen, erzeugt jedoch keine Membranen, wie es TREUB schon bei *Goodyera discolor* gefunden hat.“ Gerade dieser Vergleich zeigt, daß es sich hier um eine falsche Ausdrucksweise handelt, nämlich Embryonalschlauch statt richtig Suspensor.

²⁾ Diese Ähnlichkeit spielt in der Geschichte der Erforschung des Befruchtungsvorganges der höheren Pflanzen eine Rolle. Auf sie haben sich die Anhänger der SCHLEIDENSchen Lehre von der Entstehung des Keimlings im Ovulum aus dem Pollenschlauchende wiederholt berufen.

Hydrophyllaceae (HOFMEISTER 1858, 1859, SVENSSON 1925),
 Heliotropiaceae (SVENSSON 1925),
 Scrophulariaceae (HOFMEISTER 1858, 1859, TULASNE 1849,
 BUSCALIONI 1893a, MEUNIER 1897, SCHMID 1906 u. a.),
 Orobanchaceae (KOCH 1877a, 1878, BERNARD 1903, COOK und
 SHIVELY 1904),
 Gesneriaceae (HIELSCHER 1879, SCHNARF 1921b, GLIŠIČ 1924,
 1927).
 Martyniaceae (HOFMEISTER 1849, ANDERSON 1923),
 Pedaliaceae (OLIVER 1880),
 Bignoniaceae (HOFMEISTER 1858, 1859),
 Acanthaceae (HOFMEISTER 1858, 1859, HARTMANN 1923),
 Verbenaceae (KOORDERS 1896, SCHNARF 1925),
 Labiatae (HOFMEISTER 1859, TULASNE 1855, BILLINGS 1909,
 SHARP 1911, SCHNARF 1917a, SOUÈGES 1921c),
 Myoporaceae (BILLINGS 1901),
 Menyanthaceae (STOLT 1921),
 Campanulaceae (HOFMEISTER 1859),
 Lobeliaceae (BILLINGS 1901, ARMAND 1912).

Dieses Verhalten der befruchteten Eizelle scheint vor allem in solchen Formenkreisen vorzukommen, wo das Endosperm nach dem zellularen Typus gebildet wird, und seine Bedeutung darin zu liegen, daß der Keimling in der Mitte des Endospermkörpers heranwächst. „Die Aufgabe des langen, teilweise schlauchförmigen Suspensors besteht wohl darin, den definitiven Embryo in das eigentliche Endosperm, wo die Ernährungsverhältnisse sich günstig gestalten, hinabzusenken“ (SVENSSON 1925). Vielfach ist ferner in diesen Fällen ein mikropylares Haustorium vorhanden, so daß der Gedanke naheliegt, daß durch das Strecken der Eizelle die Spitze derselben, die zum Keimling wird, der haustoriellen Einwirkung entzogen wird (vgl. BILLINGS 1909, SCHNARF 1917a). Wenn ein sehr mächtiges Mikropylarhaustorium ausgebildet wird, wie bei den Labiatae, geht das Stück des Embryonalschlauches, welches in dem Haustorium liegt, zugrunde, sobald seine Spitze zwischen den Endospermzellen eingebettet ist, und es besteht dann keine Verbindung zwischen dem heranwachsenden Keimling und dem Scheitel des Embryosackes mehr. Einen anderen Charakter als in diesen Fällen hat das starke Längenwachstum der befruchteten Eizelle bei *Menyanthes*. Das lange Schlauchstück, das den jungen Embryo in die Tiefe des Endosperms versenkt hat, hat damit augenscheinlich seine Aufgabe nicht erfüllt, sondern wird später durch Längs- und Querwände geteilt, so daß aus ihm ein im Querschnitt mehrzelliger Suspensor hervorgeht (STOLT 1921).

2. Der Proembryo und seine Ausgestaltung zum Embryo

Im allgemeinen können wir sagen, daß bei den Angiospermen aus der Eizelle zunächst ein kurzes, selten ein längeres fadenförmiges Gebilde entsteht, dessen terminales Ende den im fertigen Samen ent-

haltenen Keimling erzeugt, während der übrige Teil desselben an der Bildung des Keimlings keinen Anteil hat und früher oder später desorganisiert wird. Dieser Teil heißt Suspensor oder Keimträger. Das aus der Eizelle hervorgehende Gebilde bezeichnen wir als Proembryo, solange noch nicht diejenigen Zellteilungen stattgefunden haben, welche die Ausbildung des Keimlings einleiten. Da in der Regel das Auftreten von Längswänden in der terminalen Zelle¹⁾ die erste Teilung ist, mit der die Differenzierung des Embryos beginnt, können wir meistens das Proembryostadium leicht begrenzen. SOUÈGES gebraucht in seinen Arbeiten das Wort Proembryo in einem anderen Sinne. Von Proembryo spricht er so lange, als das aus der Eizelle hervorgehende Gebilde seine radiäre Symmetrie bewahrt. Die Embryobildung setzt für ihn daher ein, sobald die Kotyledonen angelegt werden und damit die radiäre Symmetrie aufhört. (Über den Begriff des Proembryos vgl. im übrigen auch die Erörterungen bei CARANO 1915a, S. 293 f. und CHIARUGI 1925, S. 300).

Aufgabe dieses Kapitels ist es nun, die Bildung des Proembryos bei den Angiospermen zu beschreiben und zu zeigen, welchen Anteil die Elemente des Proembryos an der Ausgestaltung des fertigen Embryos nehmen. Es ist in dem Bestreben nach einer infolge der Mannigfaltigkeit nicht leicht zu erlangenden Übersicht begründet, wenn hier zunächst nur solche Fälle besprochen werden sollen, wo wir genaueren Einblick in die Zellteilungsfolge haben, die zur Entwicklung des Proembryos und weiterhin des Embryos führt. Der größte Teil unserer diesbezüglichen Kenntnisse knüpft sich an den Namen SOUÈGES, dem wir es in erster Linie verdanken, wenn wir genauere Kenntnis von der Embryobildung zahlreicher Familien haben.

Immerhin müssen wir unser Wissen in dieser Hinsicht noch als sehr lückenhaft bezeichnen. Wir sind daher noch weit entfernt, die vorliegenden Befunde zu einem natürlichen Systeme der Embryonalentwicklung verwerten zu können. Denn wir kennen von den einzelnen Familien meist nur vereinzelt Arten genauer und gerade über solche Familien, die als primitiv gelten, insbesondere unter den Monochlamydeen wissen wir recht wenig. Unter solchen Umständen darf natürlich auch die Aufstellung von Typen der Zellteilungsfolge nur als Mittel der Darstellung gewertet werden.

Wir können zunächst zwei Hauptformen der Embryoentwicklung unterscheiden: 1. solche Fälle, in denen ein Embryo mit deutlich abgesetztem Suspensor gebildet wird und zur Zeit, da sich der Same von der Mutterpflanze ablöst, ein in Kotyledonen (oder Kotyledo), Hypokotyl, Vegetationspunkt des Stengels und der Wurzel gegliederter Embryo vorhanden ist (gegliederte Embryonen); 2. solche Fälle, wo nur eine ungegliederte Zellmasse bis zur Samenreife gebildet wird (ungegliederte Embryonen).

¹⁾ Bei *Hydnora africana* entsteht nach DASTUR (1922) zunächst ein aus etwa 15 Zellen bestehender Faden. Die ersten Längswände treten in der 5. bis 9. Zelle auf und diese liefern den eigentlichen Embryo. Das proximale Fadenstück (Suspensor) geht bald zugrunde, während der „distale Suspensor“ meist noch am reifen Embryo erhalten ist. Der in ENGLER-PRANTL'S Nat. Pflanzenf. abgebildete Embryo von *Prosopanche Burmeisteri* zeigt dieses eigenartige Verhalten von *Hydnora* nicht. — Einen abnormen Embryo mit ungeteilter Terminalzelle beobachtete SOUÈGES (1910a) bei *Anemone pulsatilla*.

A. Gegliederte Embryonen

a) Dicotyledones¹⁾

Wenn wir zunächst die grob-habituellen Veränderungen, die sich bei der typischen Entwicklung gegliederter dikotyler Embryonen vollziehen, ins Auge fassen, können wir etwa folgende Hauptstadien als besonders charakteristisch hervorheben. Aus der Eizelle entsteht zuerst im allgemeinen ein fadenförmiges Stadium, welches im übrigen von sehr verschiedener Länge ist. Am terminalen Ende dieses Zellfadens entsteht ein annähernd kugelförmiges Gebilde, welches den Hauptteil des eigentlichen Embryos erzeugt (kugelförmiges Stadium). Der Übergang zum nächsten Stadium wird meistens dadurch eingeleitet, daß sich der Scheitel der Embryokugel abflacht und dann die Anlagen der Kotyledonen als Höcker angedeutet sind. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung erscheint immer deutlicher die Region des Hypokotyls von der der Kotyledonen abgegliedert. Eine Differenzierung der Plumula erfolgt in vielen Fällen innerhalb des Samens überhaupt nicht. Allenfalls erscheint — und dies erst in verhältnismäßig späten Stadien — ein halbkugeliger, selten kegelförmiger Höcker. Eine Ausnahme in letzterer Hinsicht bilden nach HEGELMAIER (1878, S. 52) *Hypercium procumbens* und andere Papaveraceen, insofern sich hier der Scheitel der Embryokugel zunächst etwas zuspitzt und dann erst die Kotyledonen als seitliche Ausstülpungen hervorwölben. Ebenfalls eine auffallende Ausnahme bildet ferner *Ceratophyllum*, indem hier noch im Samen zwischen den Kotyledonen eine hochentwickelte Plumula entsteht, die das Aussehen der Vegetationsspitze in einer Knospe hat (STRASBURGER 1902), ähnlich verhalten sich die Nymphaeaceae.

Sehen wir von solchen Ausnahmen ab, finden wir bei den Dicotyledonen im allgemeinen den geschilderten typischen Verlauf der Gestaltsveränderungen immer verwirklicht. Erst dann, wenn wir die Beziehungen der ersten Zellteilungen zu den Teilen des Keimlings näher verfolgen, wird das Bild mannigfaltiger, wie die folgenden Ausführungen zeigen werden.

Die Eizelle wird in den allermeisten Fällen durch eine quer-gestellte Wand in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt, für die wir im folgenden die von SOUÈGES gebrauchten Zeichen ca und cb benützen wollen. cb („cellule basale“) bedeutet diejenige primäre Tochterzelle der Eizelle, welche an der Wand des Embryosackes angeheftet ist, ca („cellule apicale“) die apikale Zelle.

Der erste Teilungsschritt, der diese beiden Zellen erzeugt, führt zu einer Differenzierung, welche die ganze Entwicklung der Zygote beherrscht, den Bau des Keimlings und der selbständig lebenden Pflanze in ganz bestimmter Weise orientiert. Wie sich auch im einzelnen die beiden primären Tochterzellen an der Ausgestaltung des Suspensors und des eigentlichen Keimlings beteiligen mögen, stets entspricht die Richtung der Basalzelle dem Suspensorende des Proembryos und dem Wurzelende des eigentlichen Embryos und die Richtung der Apikalzelle dem Sproßende des Embryos und der fertigen Pflanze. Die wichtigste Orientierungs-

¹⁾ Eine gründliche Zusammenstellung der älteren Literatur bei HEGELMAIER (1878).

richtung, die im Bau und im Leben der Pflanze maßgebend ist, erscheint bereits durch die erste Teilungsspindel in der Eizelle gegeben.

Der zweite Teilungsschritt liefert ein vierzelliges Stadium. Er findet in den beiden Zellen ca und cb fast niemals gleichzeitig statt, wie denn überhaupt in den einzelnen Zellen des Proembryos und des Embryos die Kernteilungen unabhängig voneinander oder doch nicht gleichzeitig verlaufen. Die Zelle cb teilt sich fast immer durch eine Querwand, ca entweder durch eine Längswand oder durch eine Querwand. Im ersteren Falle ist also ein zweizelliger Proembryo (in der oben gegebenen Begriffsbestimmung) vorhanden, in dem letzteren ein vierzelliger, da hier die Ausbildung einer Längswand, welche die Entwicklung des Embryos einleitet, erst bei dem nächstfolgenden Teilungsschritte in der terminalen Zelle vor sich geht. Damit haben wir bereits einen Einteilungsgrund gewonnen, der bei der Aufstellung der im folgenden näher zu charakterisierenden Entwicklungstypen eine Rolle spielt. Ein anderer Einteilungsgrund beruht auf dem Umstand, daß entweder ca annähernd allein den Keimling liefert oder auch noch cb wesentlich zur Bildung desselben beiträgt. Durch Kombination dieser beiden Einteilungsgründe erhalten wir zunächst vier Haupttypen:

I. Cruciferen-Typus: ca wird durch eine Längswand geteilt und liefert im wesentlichen den Keimling; cb hat keinen wesentlichen Anteil an der Bildung desselben.

II. Astereen-Typus: ca wird durch eine Längswand geteilt; an der Bildung des Keimlings hat außer ca auch cb einen wesentlichen Anteil.

III. Solanaceen-Typus: ca wird durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt und erzeugt im wesentlichen den Keimling, an dessen Bildung cb keinen oder keinen wesentlichen Anteil hat.

IV. Chenopodiaceen-Typus: ca wird durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt; an der Bildung des Keimlings hat außer ca auch cb wesentlichen Anteil.

Das gemeinsame dieser vier Typen liegt darin, daß in allen diesen vier Typen cb eine Weiterentwicklung durch Zellteilung erfährt, wenn auch der Grad und die Art dieser Weiterentwicklung sehr verschieden sind. Es kommt aber auch vor, daß sich cb nicht weiter teilt und zu einer großen hypertrophierten Zelle wird, ca sich aber in der weiteren Entwicklung so verhält wie die ungeteilte Eizelle in einem der genannten Typen und dies kennzeichnet den

V. Caryophyllaceen-Typus: cb erfährt keine Teilung und wird zu einer großen Suspensorzelle; ca erzeugt den Embryo und den übrigen Suspensor.

Diese Einteilung und die Namen dieser Typen sind in der Hauptsache den Ausführungen bei CARANO (1915a) und CHIARUGI (1925) entnommen.

Im folgenden sollen zunächst die Vorgänge, wie sie sich bei der Ausbildung des Proembryos abspielen, insbesondere die Beziehungen zwischen den einzelnen Stockwerken desselben und den Teilen des Keimlings näher besprochen werden. Dabei wird sich Gelegenheit ergeben, auch auf die Entwicklung der Histogene einzugehen.

I. Cruciferen-Typus.

Mit der Besprechung dieses Typus zu beginnen, ist auch vom historischen Standpunkte aus berechtigt. Denn *Capsella bursa pastoris* ist das hauptsächlichste Untersuchungsobjekt gewesen, bei welchem wir zuerst die Zellteilungsfolge, die von der Eizelle zur Entwicklung des fertigen Keimlings führt, genauer kennen gelernt haben (HANSTEIN 1870),

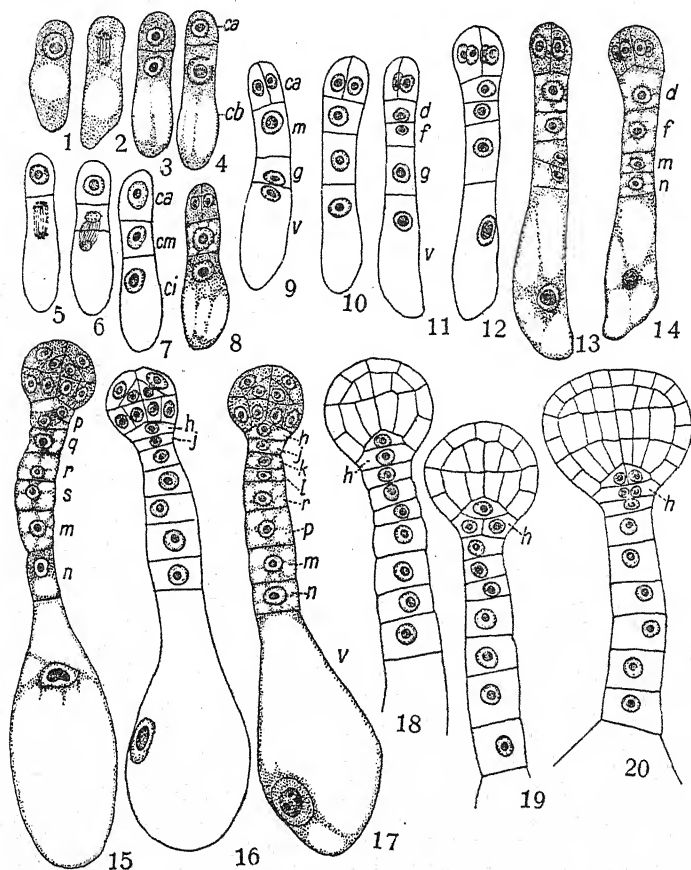


Abb. 46. Embryoentwicklung von *Capsella bursa pastoris*. Erklärung im Text.
Nach SOUÈGES. Verg.: 400 fach.

und seither wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen (KNY 1874, WESTERMAIER 1876, FAMINTZIN 1879, M. SCHAFFNER 1906, COULTER und CHAMBERLAIN 1903, SOUÈGES 1916, 1919a u. a.).

Die erste Zellteilung des befruchteten Eies von *Capsella bursa pastoris* (SOUÈGES 1919a; vgl. Abb. 46) teilt dieses in zwei übereinanderliegende Zellen (Fig. 1—4), in eine gegen die Mikropyle zu gelegene basale Zelle (cb) und eine apikale Zelle (ca). Die erstere teilt sich darauf wieder in zwei übereinanderliegende Zellen cm und ci

(Fig. 5—8)¹⁾; ca wird durch eine Längswand in zwei nebeneinanderliegende Zellen geteilt, so daß das vierzellige Stadium aus drei übereinanderliegenden Stockwerken ci, cm und ca besteht, von denen das letztere aus zwei durch eine Längswand geschiedenen Zellen gebildet wird. In dem apikalen Stockwerk (ca), dessen Schicksal wir zunächst verfolgen wollen, folgt der ersten Teilung eine zweite, die unter Bildung einer senkrecht zur ersten verlaufenden Längswand vor sich geht (Fig. 14). In jeder der vier Quadrantenzellen wird bei der nächsten Teilung eine Querwand gebildet (Oktantenstadium der Embryokugel). Dadurch zerfällt das Stockwerk ca des vierzelligen Stadiums in zwei übereinanderliegende Teile, von denen der endständige der Kotyledonarregion, der darunterliegende dem Hypokotyl des fertigen Keimlings entspricht. Jede der Oktantenzellen wird darauf durch Ausbildung einer periklinen Wand („Schälteilung“ HANSTEINS) in eine äußere (Dermatogen-) Zelle und eine innere geteilt (vgl. Fig. 15—17). Diese erzeugt weiterhin das Periblem und Plerom. Die Entstehung dieser beiden Histogene geht nach SOUÈGES (1914a), der diesen Vorgang bei *Lepidium sativum* näher verfolgt hat, in der Weise vor sich, daß in den unteren („hypokotylen“) Oktanten zwei Längswände gebildet werden, so daß drei Zellen entstehen, von denen die innerste, der Achse anliegende, das Plerom, die beiden äußeren das Periblem bilden. In den oberen („kotyledonaren“) Oktanten verlaufen die Teilungswände in der inneren der durch die erste perikline Wand gebildeten Zelle so, daß zwei übereinanderliegende und der Achse anliegende innere Zellen und zwei andere entstehen, die zwischen diesen und dem Dermatogen liegen.

Wir wollen jetzt vom vierzelligen, in drei Etagen ca, m und ci aufgebauten Stadium bei *Capsella* ausgehend auch das Schicksal von cm und ci näher verfolgen. Wie Fig. 9—12 in Abb. 46 zeigt, geht aus dem zweizelligen, aus cm und ci bestehenden Suspensor der vierzellige hervor, indem sich cm in d und f, ci in g und v teilt. Die Zelle v bleibt nun meistens ungeteilt und wird zu einer großen Zelle mit deutlich hypertrophiertem Kern. Die Zelle g teilt sich in m und n (Fig. 13, 14), f in r und s, ferner d in p und q (Fig. 15). Letztere beiden Zellen teilen sich in h, j, k und l (Fig. 16 und 17). Die Zelle h spielt nun in der weiteren Entwicklung eine wichtige Rolle; sie wird seit HANSTEIN als Hypophyse bezeichnet und ist dadurch gekennzeichnet, daß sie anfangs zylindrisch gestaltet ist, sich später nach oben hin halbkugelig in den Zellkomplex der Embryokugel hinein vorwölbt und sich durch eine quergestellte, oft uhrglasförmige Wand teilt, welche sich an das Dermatogen der Embryokugel anschließt (Fig. 18). (Über die Definition der Hypophyse vergleiche auch SOUÈGES 1914b und 1919a.) In den beiden Tochterzellen der Hypophyse werden durch kreuzweise gestellte Wände je vier in gleicher Höhe liegende Zellen gebildet. Sie nehmen an dem Aufbau des eigentlichen Embryos insofern teil, als die vier oberen Zellen die Initialen der Wurzelrinde, die vier unteren die Epidermis der Wurzelspitze und die Wurzelhaube bilden.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß bei *Capsella* der wirkliche Embryo im wesentlichen aus ca hervorgeht; cm erzeugt sechs

¹⁾ M. SCHAFFNER (1906) nahm an, daß sich cb nicht weiter teilt und cm durch die Teilung von ca entsteht; ähnlich RIDDLE (1898) für *Alyssum*.

übereinanderliegende Zellen, von denen die oberste zur Hypophyse wird; ci erzeugt in zwei Teilungsschritten zwei Zellen des fadenförmigen Suspensors und die große mikropylare Zelle, die das Aussehen einer Haustorialzelle hat. Dies ist das vorherrschende Verhalten; von Abweichungen, die nach SOUÈGES (1919a) namentlich hinsichtlich der Entstehung des Suspensors vorkommen, kann hier abgesehen werden.

Eine ähnliche Beziehung zwischen den Elementen des Proembryos und der Gliederung des Keimlings wie bei den Cruciferae finden wir

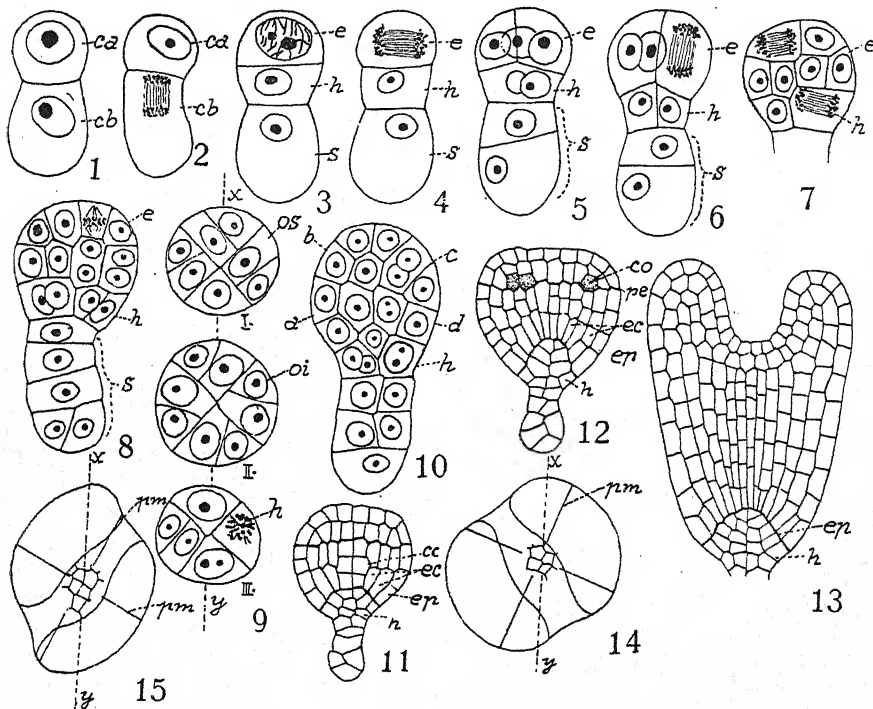


Abb. 47. Embryoentwicklung von *Ranunculus sceleratus*. Fig. 1—8. Jüngere Stadien; ca Apikalzelle, cb Basalzelle, e (= ca) Zelle, die den Hauptanteil an der Bildung des Keimlings hat, s Suspensor. — Fig. 9. Querschnitte durch das Stadium der Figur 8 und zwar durch die Gegend der oberen Oktanten (os), der unteren Oktanten (oi) und der Hypophysenregion (h); die Linie xy bezeichnet die Lage der Symmetrieebene des Ovulums. — Fig. 10—13. Spätere Stadien; co Initialen des Pleroms der Kotyledonen, pe Grenze zwischen der Kotyledonar- und Hypokotylregion, ec Initialen des Periblems des Hypokotyls, ep Epidermis. — Fig. 14—15. Lage der Kotyledonen zur Symmetrieebene des Ovulums (xy) und zu den primären meridionalen Wänden, die in ca gebildet werden. Nach SOUÈGES.

bei den von SOUÈGES (1910—1914) untersuchten Ranunculaceae. Wenn wir der Schilderung diejenigen Arten zugrunde legen, bei welchen die größte Konstanz und Regelmäßigkeit in der Orientierung der Teilungswände und in der Zellteilungsfolge zu beobachten ist, wie bei *Myosurus minimus* oder *Ranunculus sceleratus*, können wir zunächst wieder sehen, daß ca eine Teilung durch eine meridionale Wand und cb durch eine quergestellte Wand erfährt (Abb. 47, Fig. 1—4). Aus ca entsteht der eigentliche Embryo, die Mittelzelle h erzeugt die Hypophyse und die

mikropylare Zelle erzeugt den Suspensor. ca teilt sich genau so wie bei *Capsella* in vier Quadrantenzellen, aus denen durch die Bildung von Querwänden Oktantenzellen hervorgehen (Fig. 5 und 6), und etwa gleichzeitig mit dieser letzten Teilung erscheint die Mittelzelle h durch sich kreuzende Längswände in vier Quadranten — Hypophysenquadranten — geteilt. In den Oktantenzellen erfolgt im Gegensatz zu *Capsella* keine Schälteilung, sondern es werden zunächst Längswände gebildet, welche den ursprünglichen Meridionalwänden annähernd parallel laufen (Fig. 9). In der größeren, im Grundriß viereckigen Tochterzelle der Oktanten entstehen dann zunächst perikline Längswände, so daß im Bereiche der beiden Oktantenregionen vier innere Zellen von acht äußeren umgeben sind. Wir sehen also, daß hier die Differenzierung der Oktantenzellen in ganz anderer Weise eingeleitet wird als bei *Capsella*, wie schon HEGELMAIER (1878) festgestellt hat. Über die Differenzierung im Inneren des Embryos, die Verwertung der Mittelzelle und die Bildung des Suspendors vgl. Fig. 10—14.

Im Gegensatz zu diesem in hohem Maße regelmäßigen, fast nach geometrischen Gesetzen sich richtenden Entwicklungsverlauf dieser eben besprochenen Ranunculaceae zeigt *Adonis autumnalis* und *aestivalis* nach SOUÈGES eine äußerst unregelmäßige Embryonalentwicklung. Die erste Teilung liefert wohl wieder die Zellen ca und cb und die letztere teilt sich zuerst in zwei übereinanderliegende Zellen; der weitere Verlauf ist jedoch wenig konstant. Zunächst kann sich ca durch eine Längs- oder durch eine Quer- oder durch eine mehr oder weniger schräge Wand teilen. Die Mittelzelle kann ebenfalls in verschiedener Richtung geteilt werden und ebenso ist die Teilung der untersten Zelle sehr variabel. Trotzdem entsteht aus ca die Hauptmasse des eigentlichen Embryos, und die Mittelzelle wird entweder selbst zur Hypophyse, nämlich dann, wenn sie vertikal oder schräg geteilt wird, oder, wenn sie horizontal geteilt wird, wird ihre der Region ca anliegende Tochterzelle zur Hypophyse, während sich die untere dem Suspensor anschließt. Mit der unregelmäßigen Teilung in ca hängt es zusammen, daß die Quadranten niemals in einer Ebene liegen und durch kreuzförmig gestellte Wände geteilt werden; sondern eine der vier Quadrantenzellen liegt höher als die drei andern, sie nimmt den Scheitel des Keimlings ein, an die Scheitelzelle der Gefäßkryptogamen erinnernd. Daß auf Grund solcher Quadrantenbildung nicht zwei übereinanderliegende Stockwerke von je vier Oktanten entstehen können, ist klar; auch läßt sich infolge dieser Unregelmäßigkeiten nicht die Grenze zwischen der Quadranten- und der Oktantenbildung und ferner auch der einzelnen Schritte, die zur Differenzierung der Histogene führen, genauer festlegen. Die letzteren erscheinen erst zur Zeit, da die Kotyledonen angelegt sind, deutlich ausgeprägt. Dieselbe Unregelmäßigkeit in der Anlage der proembryonalen Teilungswände, der Quadranten und Oktantenbildung, das häufige Auftreten einer Art Scheitelzelle und die späte Differenzierung der Histogene, wie sie bei *Adonis* auftritt, wurde schon von HEGELMAIER (1878) bei *Helleborus foetidus* beobachtet und zwar spricht dieser Autor die Vermutung aus, daß hier diese Erscheinungen mit den Hemmungen zusammenhängen, welche die frühzeitig einsetzende Zellbildung im Endosperm bewirkt. Vgl. ferner die Angaben bei OSTERWALDER (1898) über *Aconitum napellus*, bei JOHN (1907) über

Caltha palustris und bei MOTTIER (1905) über *Actaea alba*, *Delphinium bicorne* und *Aquilegia canadensis*.

Von besonderem Interesse ist es, daß es SOUÈGES bei *Myosurus* und *Ranunculus* und auch bei Cruciferen (SOUÈGES 1914a) gelang, die Beziehungen zwischen der Lage der Kotyledonen und den ersten Meridionalwänden in ca festzustellen. Danach fällt die Symmetrieebene zwischen den Kotyledonen weder mit einer der beiden ersten Meridionalteilungen zusammen, noch bildet sie mit ihnen einen Winkel von 45° , sondern liegt zwischen diesen beiden Richtungen, wobei der Winkel, den sie mit ihnen bildet, variabel ist¹⁾. Dies dürfte übrigens nicht nur für die Ranunculaceae und Cruciferae, sondern allgemein gelten. Damit erscheint eine alte Streitfrage, über die HANSTEIN (1870) und WESTERMAIER (1876) entgegengesetzte Ansichten geäußert haben, weder zugunsten des einen noch des anderen erledigt. HANSTEIN — und diesem hat sich HEGELMAIER (1878) angeschlossen — haben angenommen, daß die erste Längswand in ca den Keim in zwei Hälften teilt, welche je einen Kotyledon tragen. WESTERMAIER und mit ihm FAMINTZIN (1879), war dagegen der Ansicht, daß die Lage der Kotyledonen zwei diametral gegenüberliegenden Oktantenzellen entspreche. In neuerer Zeit hat sich SUESSENGUTH (1919) auf Grund seiner Beobachtungen an *Capsella* und *Klugia* für die Ansicht HANSTEINS ausgesprochen.

Dem Entwicklungsgang, der hier unter der Bezeichnung Cruciferen-Typus zusammengefaßt wird, kommt eine sehr weite Verbreitung zu, wobei jedoch im einzelnen verschiedene Modifikationen auftreten. Einige dieser Fälle sollen hier noch kurz erwähnt werden.

Bei *Lythrum salicaria* entstehen nach SOUÈGES (1925b) in derselben Weise Oktanten wie bei *Capsella*, von denen die vier oberen die Kotyledonarregion, die vier unteren das Hypokotyl liefern. Aber zum Unterschied von *Capsella* und *Ranunculus* wird die obere durch Querteilung aus der Mittelzelle entstandene Tochterzelle zur Hypophyse, während die untere zusammen mit den beiden Tochterzellen von ci den kleinen Suspensor aufbaut.

Bei *Oenothera biennis* werden in gleicher Weise wie bei den besprochenen Arten Oktantenzellen gebildet, die jede zunächst durch eine tangentielle Wand das Dermatogen abgliedert. Die Innenzelle wird darauf durch zwei zu den Meridionalwänden parallele Wände so in drei Zellen geteilt, daß eine zentrale Pleromzelle und zwei Periblemzellen entstehen. Bemerkenswert variabel ist das Verhalten der Mittelzelle, die entweder durch Kreuzwände in vier Quadrantenzellen geteilt wird oder — und dies ist der häufigere Fall — durch eine uhrglasförmige Wand in zwei

¹⁾ Nach SOUÈGES (Bull. soc. bot. France 61, 1914, S. 28) steht diese Orientierung der Kotyledonen zu den beiden primären meridionalen Teilungsebenen in engstem Zusammenhang mit der Ausbildung der ersten Wände in den oberen Oktanten: „Sous l'épiderme de l'octant supérieur se trouvent ensuite différenciées trois cellules à rôle bien défini: la cellule voisine de l'axe devient l'une des quatre cellules-initiales de l'écorce au sommet de la tige, l'une ou l'autre des deux autres cellules peut devenir cellule mère d'un cotylédon. Le plan de séparation des cotylédons, de cette manière, ne peut être ni parallèle à l'une des premières cloisons méridiennes, ni orienté à 45° sur l'une de ces mêmes cloisons: il occupe une position généralement intermédiaire, ceci satisfait pleinement et le plus simplement la théorie, car dans le cas contraire, il faudrait admettre, que deux cellules-mères voisines se développent d'une manière rigoureusement symétrique pour donner naissance à un cotylédon.“

ungleiche übereinanderliegende Zellen zerfällt, von denen jede durch Kreuzwände in je vier Zellen geteilt wird. Die vier oberen sind die Initialen des Periblems der Wurzel, die unteren liefern die Wurzelhaube. Aus ci entsteht der kleine zweizellige Suspensor (SOUÈGES 1920e).

Von weiteren hier zu nennenden Fällen unterscheidet sich *Euphorbia virgata* (SOUÈGES 1925d) von der eben besprochenen Art dadurch, daß der Verlauf der Teilungen in den Oktanten wenig regelmäßig zu verlaufen scheint. Die Histogene erscheinen in ihnen erst im postembryonalen Leben deutlich ausgeprägt. Die Mittelzelle bildet eine Art Hypophyse; es treten in ihr zunächst kreuzweise gestellte Längswände auf und jede der vier Quadrantenzellen zerfällt durch eine Querwand in ein oberes und unteres Stockwerk. Das erste bildet das Periblem der Wurzelspitze, das letztere die Anlage der Wurzelhaube aus. Über *Euphorbia Esula* vgl. SOUÈGES (1924g).

Von den Labiaten schließen sich nach SOUÈGES (1921c) *Mentha viridis* und *Glechoma hederacea* eng an das Verhalten von *Capsella* an; unterscheidend ist vor allem, daß ca der Zelle cb in der Entwicklung vorausseilt und die Hypophyse eine Tochterzelle zweiten Grades der Mittelzelle ist. Die primäre Querwand tritt hier ebenso wie bei *Veronica arvensis* (SOUÈGES 1921b), *Hippuris vulgaris* (SOUÈGES 1922d) und *Plantago lanceolata* (SOUÈGES 1923f.) in dem angeschwollenen apikalen Ende der sich außerordentlich stark streckenden Eizelle auf. Die letztgenannten Arten zeigen im übrigen weitgehende Übereinstimmung. Die obere Tochterzelle der Mittelzelle wird bei ihnen zur Hypophyse; die untere bildet zusammen mit den beiden durch eine Querwand geteilten Tochterzellen von ci den langen fadenförmigen Suspensor. Auch *Ramondia* dürfte sich ähnlich verhalten (GLIŠIĆ 1924).

Geranium molle (SOUÈGES 1923d), das ebenfalls zum Cruciferen-Typus zu zählen ist, soll in einem anderen Zusammenhang noch Erwähnung finden.

Eine gewisse Sonderstellung unter den Vertretern des Cruciferen-Typus nimmt *Ruta graveolens* (SOUÈGES 1926b) ein. Es entsteht zunächst aus ca und cb das vierzellige Stadium, indem ca durch eine Längs-, cb durch eine Querwand geteilt wird. Nur selten wird ca durch eine schräge Wand geteilt und verhält sich dann so wie ca in dem später zu besprechenden Fall von *Geum* (Bildung einer Epiphyse; vgl. S. 406). In der normalerweise durch eine Längswand geteilten Region ca wird nun — und das ist das besondere hier — nicht eine weitere Längswand, sondern in der Regel eine Querwand gebildet; es kommt jedoch auch vor, daß in der einen Tochterzelle von ca eine Längs-, in der anderen eine Querwand entsteht. Erst dann wird durch Längswände die Oktantenbildung vollendet. Mit einem Wort: bei *Ruta* werden durch die Wandbildung in drei aufeinander senkrechten Ebenen Oktanten gebildet, aber die Reihenfolge, in der Längs- und Querwände erfolgen, ist eine andere als gewöhnlich. Im übrigen zeigt sich kein besonderer Unterschied: aus den vier terminalen Oktanten entsteht die Kotyledonarregion des Keimlings, die vier anderen erzeugen das Hypokotyl, die Mittelzelle oder eine Tochterzelle derselben bildet eine Hypophyse, der Rest wird zu einem kurzen Suspensor.

Über *Phaseolus vulgaris* vgl. die Darstellung bei M. M. BROWN (1917).

Die bisher besprochenen Fälle haben die Erscheinung gemeinsam, daß der Kotyledonarteil des fertigen Keimes aus den vier terminalen Oktanten, das Hypokotyl aus den vier unteren Oktanten entsteht. Die Zelle *cb* ist nur insofern an der Bildung des Keimes beteiligt, als eine ihrer Nachkommen als Hypophyse den Embryo am Wurzelende abschließt. Hier sollen nun noch einige Fälle besprochen werden, bei welchen doch auch *cb* stärker beteiligt ist. Diese Fälle bilden einen Übergang zu dem nächstfolgenden Typus.

Bei *Salix triandra* (SOUÈGES 1923c) entsteht aus *ca* zunächst durch zwei kreuzweise verlaufende Längswände eine Gruppe von vier Zellen, welche bei der nächsten Teilung durch Querswände in Oktanten zerlegt werden. Die Mittelzelle ist dann ebenfalls durch Kreuzwände in vier Quadranten geteilt. Im 16-kernigen Stadium sind im ganzen sechs Stockwerke vorhanden: die vier oberen Oktanten *l*, die vier unteren Oktanten *l'*, die vier Zellen der Mittelzelle *m* und drei Stockwerke, welche aus *ci* hervorgegangen sind, *n*, *o* und *p*, von denen nur das der Mittelzelle *n* anschließende zweizellig ist. Die Verwendung dieser sechs Stockwerke ist nun folgende: aus *l* entsteht die Kotyledonarregion des Keimes, das Hypokotyl wird in seinem oberen Teil aus *l'*, in seinem unteren aus der Mittelzelle *m* aufgebaut, welche auch die Initialen des Pleroms und Periblems der Wurzelspitze ausbildet; *n* ist nur insofern beteiligt, als es den Mittelteil der Wurzelhaube erzeugt; *o* und *p* bilden den kurzen Suspensor.

Vielleicht zeigt auch die von DUCAMP (1901a, 1902) untersuchte *Hedera helix* ein ähnliches Verhalten hinsichtlich der Verwendung der proembryonalen Stockwerke; denn dieser Autor gibt an, daß die ganze innere Differenzierung des „cône radicaire“ aus dem oberen Teile des Suspendors hervorgeht, wobei er unter Suspensor die aus *cb* hervorgehende Partie versteht.

II. Astereen-Typus.

Während bei dem Cruciferen-Typus der eigentliche Embryo im wesentlichen aus *ca* hervorgeht und *cb* den Suspensor und die Hypophysenregion erzeugt, ist der Astereen-Typus dadurch charakterisiert, daß auch *cb* wesentlich zum Aufbau des Keimlings beiträgt.

CARANO (1915a) fand bei verschiedenen Compositae (*Bellis perennis*, *Calendula arvensis*, *Helianthus annuus*, *Cichorium Intybus*) im großen und ganzen folgende Verhältnisse. Das vierzellige Stadium besteht wie bei *Capsella* aus drei Stockwerken: aus der durch eine Längswand geteilten Zelle *ca*, aus der Mittelzelle und aus der Schwesterzelle derselben *ci*, welche sich am oberen Ende des Embryosackes ansetzt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird *ca* durch eine zweite Längswand, die senkrecht auf die erste steht, geteilt und die vier so gebildeten Quadrantenzellen verhalten sich so wie die vier oberen Oktanten von *Capsella* oder *Ranunculus*, denn sie werden zum Kotyledonarteil des fertigen Keimlings. Die Mittelzelle wird ebenfalls durch zwei sich kreuzende Wände in vier Quadrantenzellen geteilt, die in einer Ebene liegen, und wird weiterhin zum Hypokotyl und liefert die Plerominitialen der Wurzel. Aus *ci* geht durch weitere Teilungen, deren Folge bei den verschiedenen Arten verschieden ist, ein kurzer Zellfaden hervor, dessen oberste, d. i. dem Keimling anschließende Zelle die Initialen des Peri-

blems der Wurzel und der Wurzelhaube ausbildet, also sich als eine Art Hypophyse verhält. Die Differenzierung der Histogene in den aus ca entstandenen Quadrantenzellen wird dadurch eingeleitet, daß in diesen schräge Wände gebildet werden.

Im großen und ganzen übereinstimmende Verhältnisse fand. SOUÈGES (1920b) bei *Senecio vulgaris*¹⁾.

Recht ähnliche Verhältnisse, wie bei den genannten Compositen wurden von SOUÈGES (1920c, 1921a) bei *Urtica pilulifera* angetroffen. Auch hier treten in den aus ca entstandenen Quadranten schräge Wände auf und die Folge davon ist, daß auch hier wieder keine Oktantenzellen

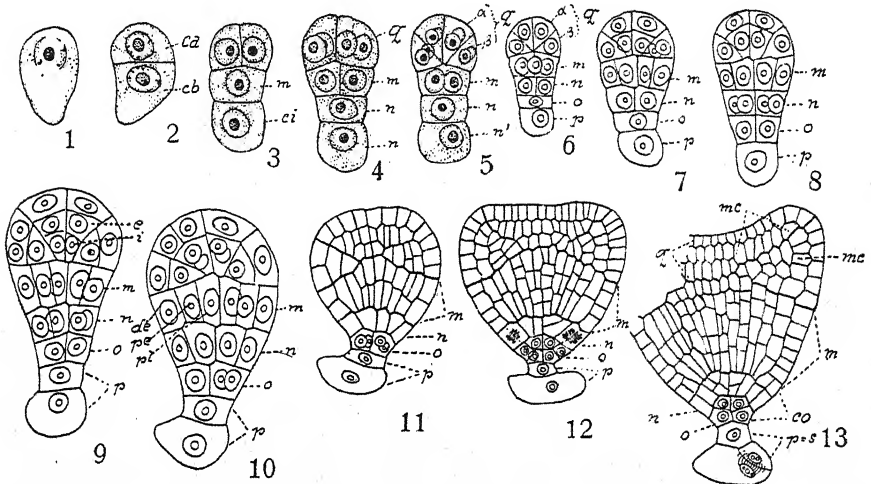


Abb. 48. Embryoentwicklung von *Urtica pilulifera*. Fig. 1. Eizelle. — Fig. 2. Zweizelliger Proembryo. — Fig. 3. Vierzelliges Stadium. — Fig. 4. Achtzelliges Stadium. — Fig. 5. Teilung der Quadrantenzellen q durch schräge Wände in α und β; ci in n und n' geteilt. — Fig. 6. Dasselbe Stadium, nur n' in o und p geteilt. — Fig. 7—10. Differenzierung der Histogene im Bereiche der Etagen q und m. — Fig. 11—13. Spätere Stadien bis zur Anlage der Kotyledonen und der Differenzierungen an der Wurzelspitze. Nach SOUÈGES.

aus ca entstehen und ca nur den apikalen (Kotyledonar-) Teil des Keimlings bildet. Die Mittelzelle liefert auch hier wieder das Hypokotyl und die Plerominitia der Wurzelspitze. Die Initialen der Rinde derselben und die Wurzelhaube und der kurze Suspensor gehen aus ci hervor. Dieser letztere endigt in vorgeschrittenen Stadien in eine vergrößerte haustorielle Zelle, welche manchmal durch längsgerichtete oder schräge Wände in einige Zellen geteilt ist (vgl. im übrigen Abb. 48).

Mit der Embryobildung von *Urtica* große Ähnlichkeit besitzt die bei *Lamium purpureum* festgestellte (SOUÈGES 1921c). Diese Art unterscheidet sich sehr auffällig von den früher erwähnten Arten derselben Familie. In dem plasmareichen Ende der zu einem langen Schlauch auswachsenden Eizelle werden die Zellen ca und cb durch eine schräge Wand geteilt. Aus ca entsteht wie bei *Urtica* eine Quadrantengruppe,

¹⁾ Vgl. auch die Abbildungen, die MOTTIER (1893a) über *Senecio aureus* gibt.

in welcher ebenfalls schräggestellte Wände bei der weiteren Entwicklung gebildet werden und welche den Kotyledonarteil des Keimlings liefert. Die Mittelzelle wird ebenfalls durch zwei sich kreuzende Längswände in Quadrantenzellen zerlegt und bildet zusammen mit der oberen Tochterzelle das Hypokotyl aus. Die untere Tochterzelle von ci wird durch eine Querwand weiter geteilt und von diesen so gebildeten Zellen wird erst die eine zur Hypophyse. Häufig treten bei *Lamium* unregelmäßige Teilungen auf, welche nicht mit Sicherheit die Differenzierung der Histogene verfolgen lassen. Wir sehen also als hauptsächlichsten Unterschied gegenüber *Urtica*, daß zur Bildung des Hypokotyls außer der Mittelzelle noch ein Abkömmling von ci benützt wird.

Von anderen Fällen, die sich eng an *Urtica* und die Compositae anschließen, seien *Malva rotundifolia* (SOUÈGES 1922b) und *Valerianella olitoria* (SOUÈGES 1923a) genannt.

Während bei den bisher besprochenen Fällen des Astereen-Typus in ca durch Längswände geteilte Quadranten entstehen, in denen statt der bei den Cruciferen üblichen Oktanten erzeugenden Querwände schräge Teilungswände gebildet werden, tritt bei *Geum urbanum* (SOUÈGES 1923h) ein wesentlich anderes Verhalten der apikalen Zelle des zweizelligen Proembryos auf. Diese teilt sich nämlich hier durch eine schräge Wand in zwei ungleichgroße Zellen (Abb. 49, Fig. 1—3). In jeder dieser Tochterzellen a und b erfolgt eine Zellteilung und zwar in der unteren Zelle b durch eine in der Längsrichtung verlaufende Wand und in der oberen Zelle a, welche den Embryoscheitel enthält, durch eine schräge Wand, welche auf der Grenz wand zwischen a und b senkrecht steht (Fig. 4—6). Auf diese Weise wird aus der apikalen Zelle des zweizelligen Proembryos eine keilförmige Zelle herausgeschnitten, welche den Scheitel der Embryonalanlage einnimmt und von SOUÈGES als Epiphyse bezeichnet wird. Während dieser Vorgänge hat sich die Mittelzelle m durch eine Längswand und ci durch eine Querwand geteilt, so daß unter der Epiphyse vier Stockwerke liegen: q, m, n und n'. Aus q entsteht der Kotyledonarteil, aus m das Hypokotyl, aus n oder einer Tochterzelle von n entsteht eine typische Hypophyse wie sie bei *Capsella* vorhanden ist, und oft auch ein Teil des Suspensors, dessen Hauptteil von der Zelle ci gebildet wird.

Auch bei *Erodium cicutarium* (SOUÈGES 1923g) wird auf die gleiche Weise wie bei *Geum* aus ca eine Epiphysenzelle herausgeschnitten und die Mittelzelle zum Aufbau des Hypokotyls verwendet. Die obere Tochterzelle von ci schließt die Bildung des Keimlings ab, ohne daß es jedoch zur Bildung der uhrglasförmigen Wand kommt, welche die typische Hypophyse charakterisiert. In den übrigen Zellen, die aus ci entstehen, treten Längswände auf, so daß ein aus mehreren Zellreihen aufgebauter, mächtiger Suspensor entsteht. Bei *Geranium molle* dagegen (SOUÈGES 1923a) wird der ganze Embryonalkörper aus der Zelle ca des zweizelligen Proembryos gebildet. Die Mittelzelle erzeugt hier einen vielzelligen zylindrischen Körper, dessen obere Schichten die Hypophyse vertreten, während die unteren zur Bildung des mächtigen Suspensors beitragen. Vgl. ferner die Angaben HEGELMAIERS (1878) über *Geranium pratense*.

Wenn wir das gemeinsame aus diesen Fällen des Astereen-Typus herausuchen, gewinnen wir den Eindruck, daß die Verwendung

der Mittelzelle zum Aufbau des Hypokotyls mit einer anderen Erscheinung in kausalem Zusammenhang steht. Bei den Vertretern des Cruciferen-Typus werden durch drei aufeinanderfolgende Teilungen und zwar durch zwei sich kreuzende Längswände und eine darauffolgende Querwand Oktantenzellen gebildet, von denen die vier terminalen den Kotyledonar- teil des Embryos, die darunterliegenden das Hypokotyl aufbauen. Diese Fähigkeit zur Oktantenbildung geht der Zelle ca bei den Vertretern des Astereen-Typus anscheinend ab. Denn bei *Bellis*, *Senecio* und *Urtica* usw. entstehen in den Quadrantenzenellen, die aus ca hervorgehen, schräge Wände und bei *Geum* und *Erodium* gehen aus dieser Zelle nicht einmal normale Quadranten hervor. Von diesem

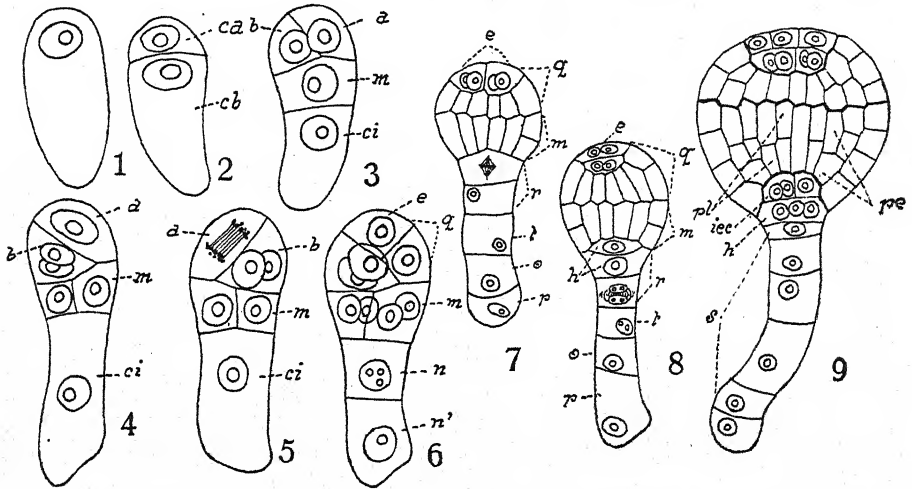


Abb. 49. Embryoentwicklung von *Geum urbanum*. Fig. 1. Eizelle. — Fig. 2. Zweizelliger Proembryo. — Fig. 3. Vierzelliges Stadium; ca durch eine schräge Wand in a und b geteilt. — Fig. 4—6. Herausschneiden der „Epiphyse“ (e) aus ca; Quadrantenbildung in dem Stockwerk m; ci in n und n' geteilt. — Fig. 7—9. Weitere Differenzierungen; h Hypophyse, pl Initialen des Pleroms des Hypokotyls, pe Initialen des Periblasts des Hypokotyls, iec Initialen des Periblasts der Wurzelspitze, s Suspensor. Nach SOUÈGES.

Standpunkt aus erscheinen die Quadranten, die aus der Mittelzelle gebildet werden, gewissermaßen als ein Ersatz für die untere Oktantengruppe des Cruciferen-Typus. Jedenfalls erscheint uns der Astereen-Typus gegenüber dem Cruciferen-Typus abgeleitet. Es ist von Interesse, daß diese Ableitung in gewissen Fällen phylogenetisch verhältnismäßig jung ist, worauf das Verhalten von *Lamium* innerhalb der Familie der Labiatae und von *Erodium* innerhalb der Geraniaceae hindeutet. Wir können aber auch in dem Umstand, daß eine bestimmte Region des Embryos bald von dem einem, bald von dem anderen Teil des Proembryos gebildet wird, einen Beleg der Ansicht sehen, daß die Bestandteile des Proembryos nicht physiologisch differenziert sind. „La spécificité cellulaire n'existe pas, les cellules embryonnaires primordiales possèdent une puissance histogénique égale; elles peuvent se suppléer et l'un d'entre elles peut même le rôle de toutes les autres“ (SOUÈGES 1924b, S. 609).

Etwas anderen Charakter hat die Embryoentwicklung der Polygonaceae, von welchen SOUÈGES (1919b, 1919/20) sechs Arten dreier verschiedener Gattungen untersucht hat. Auch hier entsteht so wie bei den oben besprochenen Vertretern des Astereen-Typus ein vierzelliges Stadium, das aus zwei nebeneinanderliegenden Tochterzellen von ca und den beiden übereinanderliegenden Zellen m und ci besteht. Ferner geht auch wieder die Mittelzelle m in der Bildung des Hypokotyls auf, während ci nur hinsichtlich der Hypophyse an der Bildung des eigentlichen Embryos beteiligt ist. Dagegen findet in ca eine vollständige Oktantenbildung statt, so daß aus ihr zwei übereinanderliegende Zonen von je vier Oktanten entstehen, von denen die terminale den Kotyledonarteil des Embryos, die andere den oberen Teil des Hypokotyls liefert. Auch die Mittelzelle wird durch zwei sich rechtwinkelig kreuzende Längswände in Quadranten zerlegt und erzeugt, wenn ihre innere Differenzierung in die Histogene stattfindet, auch die Peribleminalien der Wurzelspitze. Die der Zone m anliegende Tochterzelle von ci schließt als Hypophyse den Embryonalkörper ab und erzeugt nur den zentralen Teil der Wurzelhaube. Außerdem erzeugt ci noch den in seiner Größe und Zusammensetzung etwas variablen Suspensor. Eine bemerkenswerte Erscheinung in der Entwicklung ist die Gestalt, die von der Eizelle an breit-birnförmig ist und so bleibt bis zu der Zeit, wo die Anlage der Kotyledonen deutlich ist. Während sich sonst das Auftreten von Längswänden in den terminalen Teilen durch eine Gliederung in der äußeren Form ausprägt, ist hier im allgemeinen nichts von einer solchen zu sehen. Zum Teil erklärt sich diese Eigentümlichkeit durch die starke Beteiligung der Mittelzelle an der Keimbildung.

Die Entwicklungsstadien, die HAGERUP (1926) bei *Koenigia islandica* beobachtete, stimmen recht gut mit den von SOUÈGES festgestellten Tatsachen überein.

Anhangsweise möge schließlich auf die Embryoentwicklung von *Epirrhizanthes* aufmerksam gemacht werden. Hier teilt sich zunächst cb durch eine Querwand, ca durch kreuzweise gestellte Wände in Quadranten. Da auch die Mittelzelle durch kreuzweise gestellte Wände in eine Quadrantenzone verwandelt wird, entsteht ein Stadium, das aus ci und Oktanten zusammengesetzt ist. Diese Oktanten liefern offenbar den eigentlichen Embryo. Eine genauere Darstellung der Zellteilungsfolge liegt jedoch nicht vor (vgl. WIRZ 1910).

III. Solanaceen-Typus.

Wenn wir von den Solanaceae, von denen SOUÈGES (1920d, 1922a) eine Anzahl Arten verschiedener Gattungen genauer untersucht hat, zunächst *Nicotiana* als Beispiel wählen, wo sich der Entwicklungsvorgang in sehr regelmäßiger Weise abspielt, so finden wir zunächst, daß sowohl ca als auch cb durch eine Querwand geteilt werden und zwar erfolgt hier die Teilung in ca früher als in cb. Es entsteht also ein vierzelliger Proembryo, wo vier einzellige Stockwerke l, l', m und ci vorhanden sind (Abb. 50, Fig. 1—5). Jede der Zellen l und l' wird durch kreuzweise gestellte Längswände in Quadranten geteilt (Fig. 6 u. 7) und aus l geht der Kotyledonarteil, aus l' das Hypokotyl und die Initialen des Pleroms und Periblems der Wurzelspitze hervor. Die Mittelzelle m teilt sich durch eine Querwand in eine obere und untere Zelle,

von denen die erstere zunächst durch kreuzweise gestellte Längswände in vier Zellen geteilt wird und sich weiterhin zum mittleren Teil der Wurzelhaube entwickelt, deren äußerer Teil aus dem Dermatogen des darüberliegenden Stockwerkes l' entsteht. Die andere Tochterzelle von m bildet zusammen mit den aus ci hervorgehenden Zellen den Suspensor (vgl. im übrigen Fig. 8—12).

Von den übrigen Vertretern der Familie, die sich im wesentlichen eng an *Nicotiana* anschließen, sollen hier nur einige wenige Besonderheiten erwähnt werden. Zunächst kommt es bei *Datura stramonium* vor, daß ausnahmsweise die Zelle ca durch eine Längswand geteilt wird; das weitere Schicksal dieser abnormen Stadien ist leider nicht bekannt. Je nachdem sich die Zellen m und ci ebenso schnell oder schneller

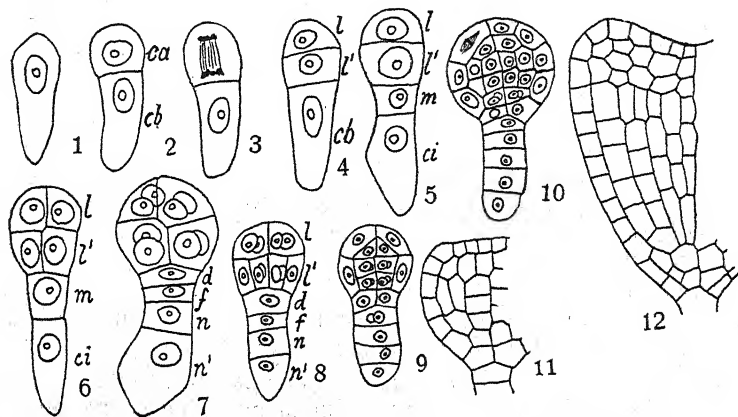


Abb. 50. Embryoentwicklung von *Nicotiana*. Fig. 1—5. Entstehung des vierzelligen Proembryos. — Fig. 6 und 7. Oktantenbildung aus l und l', Teilung der Zellen m und ci. — Fig. 8. Dermatogenbildung im Stockwerk l'. — Fig. 9—12. Weitere Differenzierungen. Nach SOUÈGES.

teilen als die Zellen l und l' des vierzelligen Proembryos entsteht ein achtzelliges Stadium, wie es bei *Nicotiana* und bei *Hyosecyamus* auftritt, oder fadenförmige Entwicklungsstadien, welche unterhalb der Stockwerke l und l' 6 bis 8 linear gestellte Zellen enthalten. Diese Teilungen in m und ci können sogar schon früher eingetreten sein, bevor noch irgend eine Längswand in irgendeiner Zelle aufgetreten ist und solche fadenförmige Proembryonen finden sich z. B. bei *Solanum sisymbirifolium*. Bei dieser Art ist außerdem eine große Variabilität in dem zeitlichen Auftreten und in der Richtung der Wände festzustellen. In letzterer Hinsicht ist das Auftreten horizontaler und schräger Wände in l und l' bemerkenswert. Schräge Wände und verschiedene andere Unregelmäßigkeiten machen auch den Entwicklungsgang bei *Datura* sehr unübersichtlich.

Sherardia arvensis (SOUÈGES 1924e, 1925c) zeigt die Eigentümlichkeit, daß sich die Elemente l und l' des vierzelligen Proembryos entweder durch horizontale oder durch vertikale Wände teilen können, während m und ci immer durch Querwände geteilt werden, so daß also das achtzellige Stadium aus sechs, sieben oder acht Stockwerken besteht.

Dennoch dürfte im allgemeinen l den Kotyledonarteil und l' das Hypokotyl des Keimlings liefern. m und ci erzeugen den mächtig ausgebildeten, in seinem distalen Teil fadenförmigen, in seinem proximalen Teil aus einer Anzahl blasenförmiger, haustorieller Zellen bestehenden Suspensor. Der erstere Abschnitt desselben geht aus m, der letztere aus ci hervor. Die dem eigentlichen Embryo anliegende Zelle des Suspenders ist einer Hypophyse vergleichbar und liefert den mittleren Teil der Wurzelhaube. Vgl. auch LLOYD (1902), insbesondere die Angaben über *Callipeltis cucullaria*.

Bei *Linum catharticum* (SOUÈGES 1924d, 1924f) teilt sich l stets durch eine vertikale Wand, dagegen wird l' und ebenso m bald vertikal, bald horizontal geteilt. Die Zelle l wird in jedem Falle zum Kotyledonarteil des Embryos; l' liefert dann, wenn sie sich durch eine Längswand teilt, das Hypokotyl. Wird jedoch l' quer geteilt, entsteht dieses nur aus der oberen Tochterzelle, während sich die untere dem Suspensorabschnitt anschließt. In ähnlicher Weise kann sich auch die Zelle m verschieden verhalten, je nach der Richtung der ersten in ihr auftretenden Teilungswand; entweder sie selbst oder eine Tochterzelle von ihr wird zu einer typischen Hypophyse.

Von weiteren Fällen, die sich dem Solanaceen-Typus anschließen, möge hier ferner noch *Helianthemum apperwinum* (CHIARUGI 1925), *Carum carvi* (SOUÈGES 1926a) und *Papaver rhoeas* (SOUÈGES 1926c, 1926e) angeführt werden, ohne daß auf Einzelheiten eingegangen wird. Hinsichtlich der Umbelliferae vgl. auch noch die Angaben HEGELMAIERS (1878, S. 132) über *Petroselinum sativum* und *Carum Bulbocastanum*.

Dagegen verdient *Hypericum perforatum* (SOUÈGES 1925a) eine nähere Erwähnung, weil der Entwicklungsgang eine so wesentliche Abweichung von den früher genannten Vertretern des Solanaceen-Typus zeigt, daß er allenfalls auch als ein eigener Typus behandelt werden könnte. Die Zelle l verhält sich nämlich hier so wie gewöhnlich die Zelle ca des zweizelligen Proembryos. Sie wird nämlich durch zwei sich kreuzende Längswände in Quadrantenzellen zerlegt und jede derselben durch eine Querwand geteilt. Aus den vier oberen Oktanten entsteht der Kotyledonarteil, aus den vier unteren das Hypokotyl des eigentlichen Embryos. l' erinnert in ihrem Verhalten an dasjenige, welches gewöhnlich die Zelle m zeigt. l' teilt sich nämlich durch zwei Teilungsschritte in vier übereinanderliegende Zellen, von denen die oberste eine typische Hypophysenzelle ist. Alle übrigen bilden zusammen mit den Nachkommen von ci den mächtigen, zum Teil mehrreihigen Suspensor aus. Das merkwürdige Verhalten von *Hypericum* liegt also vor allem darin, daß hier nicht einmal alle Derivate von ca zum Aufbau des Keimes Verwendung finden.

IV. Chenopodiaceen-Typus.

Bei *Chenopodium bonus Henricus* (SOUÈGES 1920a) wird ebenso wie bei *Nicotiana* jede der Zellen ca und cb durch eine Querwand geteilt, so daß ein vierzelliger Proembryo mit den in einer Reihe geordneten Zellen l, l', m und ci entsteht, aber die Verwendung dieser vier Elemente ist eine andere. Aus l entsteht der Kotyledonarteil des fertigen Keimlings, l' liefert den oberen, m den unteren Teil des Hypokotyls, ci er-

zeugt die Hypophyse und den Suspensor (Abb. 51). In 1 und 1' treten im Verlaufe der weiteren Entwicklung zunächst kreuzweise gestellte Längswände auf, dasselbe geschieht in der Regel in der Zelle m, doch kommt es auch vor, daß in m zunächst eine Längswand entsteht und eine der Tochterzellen durch eine Längswand, die andere durch eine Querwand geteilt wird. Die Zelle ci wird zunächst durch eine Querwand geteilt und jede der Tochterzellen erfährt eine Teilung in gleichem Sinne (vgl. Fig. 4—7). Die dem Keimling nächstliegende Zelle h wird zunächst ebenfalls durch Kreuzwände in Quadranten geteilt und schließt als Hypophyse das Wurzelende des Embryokörpers ab, die Anlage der Wurzel-

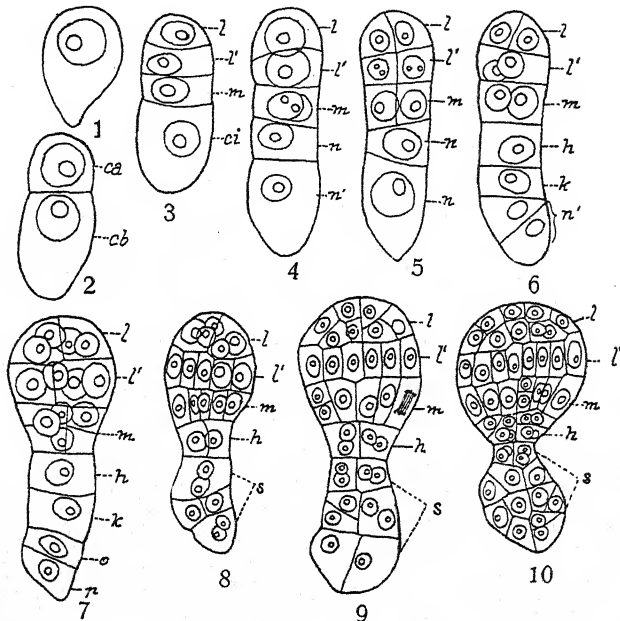


Abb. 51. Embryoentwicklung von *Chenopodium bonus Henricus*. Fig. 1—3. Bildung des vierzelligen Proembryos. — Fig. 4—7. Längsteilungen in den Stockwerken m, l und l': Querteilungen im Bereiche von ci. — Fig. 8—10. Differenzierung der Histogene des Embryos und Entwicklung des Suspendors. Nach SOUÈGES.

haube bildend. Von Einzelheiten und Abweichungen von diesem normalen Entwicklungsgang mag erwähnt werden, daß es ausnahmsweise vorkommt, daß die Zelle ca durch eine Längswand wie beim Cruciferen-Typus geteilt wird.

Bei *Myosotis hispida* (SOUÈGES 1921d, 1921e, 1923e) wird die Zelle l des auf gleiche Weise wie bei *Chenopodium* aufgebauten vierzelligen Proembryos durch eine schräge Wand in zwei ungleich große Zellen geteilt und im Verlaufe der weiteren Entwicklung aus ihr auf dieselbe Weise wie bei *Geum urbanum* eine scheitelständige Epiphysenzelle herausgeschnitten. Aus dieser entsteht das Meristem, welches den Vegetationspunkt des Stengels erzeugt, aus den anderen Zellen, die aus l hervorgehen, wird der übrige Kotyledonarteil des Keimlings gebildet.

l' und m werden so wie bei *Chenopodium* zum Hypokotyl. Aus ci entstehen zunächst zwei Tochterzellen, von denen die obere als eine typische Hypophyse fungiert und außer der Anlage der Wurzelhaube auch die Peribleminitialen der Wurzelspitze ausbildet. Aus der unteren Tochterzelle von ci entsteht der kurze wenigzellige Suspensor. SVENSSON (1925), der einzelne Angaben über die Embryonalentwicklung bei Arten derselben Gattung und Familie bringt, fand bei *Myosotis* Stadien, welche im allgemeinen recht gut zu den Angaben bei SOUÈGES stimmen; in der Familie kommen jedoch im übrigen recht abweichende Verhältnisse vor. Unter anderem fehlt bei *Borago officinalis* und *Lycopsis arvensis* ein Suspensor. Bei ersterer Art ist die zuerst gebildete Wand fast längsgerichtet, während sie bei letzterer quer oder schräg steht. Eine genaue Zellteilungsfolge und die Beziehung zwischen den Stockwerken und den Teilen des fertigen Keimlings ist nicht bekannt.

V. Caryophyllaceen-Typus.

Von allen bisher besprochenen Verhältnissen abweichend, tritt bei *Sagina procumbens* (SOUÈGES 1922c, 1924b) die Erscheinung auf, daß zwischen den beim ersten Teilungsschritt gebildeten Zellen ca und cb eine vollständige Differenzierung stattfindet. Die Zelle cb erfährt weiterhin keine Zellteilung, sie wird zu einem einzelligen, blasenförmigen Suspensorhaustorium mit einem großen hypertrophierten Zellkern. An dem Aufbau des Keimlings hat sie im Gegensatz zu fast allen bisher besprochenen Entwicklungsgängen nicht den geringsten morphologischen Anteil. Die Zelle ca verhält sich dagegen im wesentlichen etwa so, wie die Eizelle von *Chenopodium bonus Henricus* (vgl. Abb. 52) und wir wollen auch die aus ihr hervorgehenden Elemente so benennen, wie wir es bisher bei den Abkömmlingen der Eizelle getan haben. Aus ca geht also (Fig. 1—6) eine aus vier Zellen bestehende Reihe l, l', cm und ci hervor. Von diesen vier Zellen teilen sich drei durch eine Längswand, während die vierte durch eine Querwand geteilt wird, so daß nach Abschluß dieser Teilungen ein Stadium mit fünf Stockwerken (cb nicht gerechnet): nämlich l, l', cm, n und n' vorhanden ist (Fig. 7—10). Die nächsten Teilungen erzeugen in den drei oberen Stockwerken l, l' und m durch eine weitere Längswand, die senkrecht zur ersten steht, drei übereinanderliegende Quadranten, in n entsteht eine Längswand, dagegen wird n' durch eine Querwand geteilt. Die so gebildeten sechs Stockwerke (Fig. 11—14) finden nun folgende Verwendung: aus l entsteht dasjenige Meristem, aus welchem der Vegetationspunkt des künftigen Stengels hervorgeht, l ist also vergleichbar der bei *Geum* und *Myosotis* vorkommenden „Epiphyse“; l' erzeugt die Kotyledonen; cm liefert das Hypokotyl; aus n entsteht die Anlage der Wurzelhaube; o und p bilden den kleinen Suspensorteil, welcher sich an die mächtige blasenförmige Zelle cb anschließt.

Diese Beziehungen zwischen den jungen Entwicklungsstadien und den Regionen des fertigen Embryos von *Sagina procumbens* mögen hier in der Form übersichtlich dargestellt werden, wie sie SOUÈGES sehr oft in seinen Arbeiten verwendet hat. Wegen seiner großen Konstanz und Übersichtlichkeit ist *Sagina* sehr gut geeignet, als Beispiel für die Darstellungsweise bei SOUÈGES zu dienen.

I. Erste Zellteilung¹⁾:

(von der Zelle cb wird hier ganz abgesehen und nur das Schicksal von ca berücksichtigt)

Zweizelliges Stadium { cc erzeugt pco + pvt
in zwei Stockwerken { cd „ phy + icc + iec + co + s

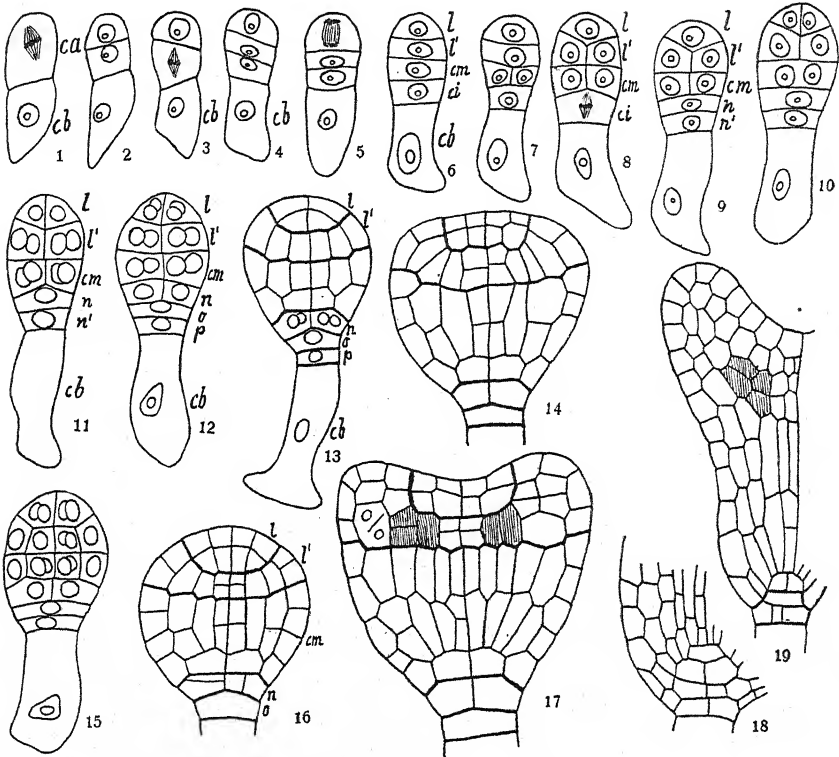


Abb. 52. Embryoentwicklung von *Sagina procumbens*. Fig. 1—6. ca teilt sich durch zwei Teilungsschritte in vier übereinanderliegende Zellen; cb bleibt dabei und auch weiterhin ungeteilt. — Fig. 7—12. Längswände (Quadrantenbildung) in den Stockwerken l, l' und cm; ci teilt sich zunächst durch eine Querwand in n und n'; n wird durch eine Längswand, n' durch eine Querwand geteilt. — Fig. 13—19. Beteiligung der genannten Stockwerke an der Bildung des Embryos und Differenzierung der Histogene; in Fig. 17 und 19 Anlage der Kotyledonen. Nach SOUÈGES.

II. Zweite Zellteilung:

Vierzelliges Stadium { l erzeugt pvt
in vier Stockwerken { l' „ pco
Vgl. Fig. 6 { cm „ phy + icc + iec
{ ci „ co + s

¹⁾ Erklärung der Zeichen: pvt = Vegetationspunkt des Stengels, pco = Kotyledonarteil des Keimlings, phy = Hypokotyl, icc = Initialen der Zentralzylinders (Pleroms) am Wurzelende, iec = Initialen des Periblems am Wurzelende, co = Wurzelhaube, s = Suspensor.

III. Dritte Zellteilung:

Achtzelliges Stadium in fünf Stockwerken Vgl. Fig. 10	{	l	erzeugt	pvt
		l'	"	pco
		cm	"	phy + icc + iec
		n	"	co
		n'	"	s

IV. Vierte Zellteilung:

Sechzehnzelliches Stadium in sechs Stockwerken Vgl. Fig. 12	{	l	erzeugt	pvt
		l'	"	pco
		cm	"	phy + icc + iec
		n	"	co
		o	"	s
		p	"	

Mit dem bei *Sagina* festgestellten Entwicklungsverlaufe stimmt *Sedum acre* insofern überein, als auch hier *cb* zu einer mächtigen, sich nicht mehr weiter teilenden haustoriellen Suspensorzelle wird. Anders ist jedoch der Verlauf der Teilungen, die in *ca* auftreten (SOUEGES 1925e, 1927a). Aus dieser Zelle entsteht durch zwei Teilungsschritte ein vierzelliges Stadium, das aus drei Stockwerken besteht, aus einem terminalen *q*, das aus zwei durch eine Längswand getrennten Zellen besteht, einem mittleren *m* und aus einem unteren *ci*. In *q* entstehen durch eine weitere Längswand und Querwände Oktanten, von denen die vier oberen die Kotyledonarregion, die vier unteren das Hypokotyl so wie bei *Capsella* bilden. *m* wird durch eine Querwand geteilt und die obere Tochterzelle liefert die Hypophysenpartie; aus ihr entsteht die Initiale des Periblems am Wurzelende und die Anlage der Wurzelhaube. Die untere Tochterzelle bleibt ungeteilt und bildet zusammen mit dem durch Längswände geteilten Stockwerk *ci* den oberen Teil des Suspensors. Über die Embryobildung von *Sedum* vgl. auch KOCH (1979).

Bisher haben wir solche Fälle der Embryoentwicklung in den Vordergrund gestellt, wo die Beziehungen zwischen den Zellen und Stockwerken der jüngsten Stadien zu den Teilen des fertigen Embryos genauer bekannt sind. Dies soll jedoch nicht den Eindruck hervorrufen, daß durch die besprochenen Fälle die Mannigfaltigkeit in der Entwicklung genügend charakterisiert sei. Es gibt eine Anzahl Fälle, wo nach unseren Kenntnissen bemerkenswerte Abweichungen von den bisher besprochenen vorhanden sind. Einige dieser sollen hier erwähnt werden, weil sie einiges Interesse für sich in Anspruch nehmen; andere werden im Zusammenhang mit den Ausführungen über den Suspensor behandelt werden.

Bei den Nymphaeaceae zeigen schon die ersten Entwicklungsstadien auffallende Unterschiede. Bei *Nymphaea advena* (COOK 1906) wird die Eizelle zunächst in *ca* und *cb* geteilt und in jeder dieser Zellen werden zwei sich kreuzende Längswände gebildet, so daß ein kugeliges in Oktantenzellen geteiltes Stadium entsteht. Ein gleiches Stadium dürfte auch bei *Nelumbo lutea* nach den Abbildungen bei LYON (1901; vgl. auch YORK 1904) auftreten, nur daß hier die primäre Wand in

auffallend schräger Richtung verläuft. Bei *Castalia ampla* entsteht jedoch nach COOK (1906) ein aus etwa sechs linear geordneten Zellen bestehender Faden, dessen zwei apikale Endzellen durch Längswände Oktanten bilden. Ähnlich verhält sich auch *Castalia pubescens*, nur daß hier der Proembryo aus vier Zellen besteht und mit der Bildung des Kugelstadiums auch Längswände in den Suspensorzellen entstehen. Ziemlich übereinstimmende junge Stadien ferner auch bei *Cabomba piauhensis* (COOK 1906).

Die späteren Stadien der Nymphaeaceae sind zum Teil Gegenstand der Diskussion geworden, weil sie eine gewisse Ähnlichkeit mit der monokotylen Keimentwicklung zeigen. Nach LYON (1901; vgl. ferner auch YORK 1904) entsteht bei *Nelumbo lutea* zunächst ein kugelförmiges Stadium, welches keine äußere Gliederung erkennen läßt. Aus diesem entwickelt sich eine Scheibe, welche sich nach oben der mikropylaren Wölbung des Embryosackes anschmiegt, nach unten von einer etwas schräggestellten Fläche begrenzt wird. Auf dieser entsteht weiterhin die erste Anlage der Plumula als ein kleiner Höcker, der anfangs annähernd terminal steht, später dadurch etwas zur Seite verlagert wird, daß ein halbmondförmiger Wall an der einen Seite des Höckers stärker ausgebildet wird. Aus diesem nach der Auffassung LYONS „monokotylen“ Stadium entsteht das dikotyle, indem das Wachstum des halbmondförmigen Walles in der Mitte gehemmt wird und die beiden Enden desselben zu zwei mächtigen Kotyledonen auswachsen. Die Folgerung, die LYON aus seinen Beobachtungen zieht, daß nämlich die Nymphaeaceae zu den Monokotyledonen zu rechnen seien, hat jedoch keinen Anklang gefunden (vgl. darüber die Erörterung bei STRASBURGER 1902). Vielmehr handelt es sich hier um die in verschiedenen Formenkreisen der Dikotyledonen auftretende Synkotylie, also um eine kongenitale, einseitige Verwachsung der beiden Kotyledonen. Unter den Nymphaeaceae ist sie außerdem noch bekannt bei *Nuphar advena*, *Castalia odorata* (COOK 1906, 1909a) und bei *Nuphar pumilum* (SUESSENGUTH 1919).

Weitgehende Übereinstimmung mit dem geschilderten Verhalten der Nymphaeaceae zeigt *Ceratophyllum demersum* (STRASBURGER 1902), was sich auch darin zeigt, daß im reifen Samen bereits eine hochentwickelte, mit Blattanlagen versehene Vegetationsspitze vorhanden ist. —

Die ausführlichere Besprechung der von SOUÈGES untersuchten Fälle der Embryobildung darf jedoch nicht den Eindruck erwecken, daß bei den Dikotyledonen die Entwicklung des Proembryos zum Embryo, die Entstehung der Histogene vorwiegend streng gesetzmäßig verläuft und bei jeder Art die Beteiligung der Stockwerke an der Bildung der embryonalen Organe stets genau fixiert ist. Bei der vorangehenden Darstellung wurde von manchen „Unregelmäßigkeiten“ im Interesse der Übersichtlichkeit abgesehen und nur bei *Adonis* ein solches Verhalten näher besprochen. Hier seien noch weitere Fälle ähnlicher Art angeführt. Bei *Magnolia virginiana* wird sowohl ca, als auch cb durch eine Längswand geteilt (vgl. MANEVAL 1914) und weitere Längswände in ca und cb führen zur Oktantenbildung. Dann werden aber anscheinend die Teilungen sehr unregelmäßig und wenig konstant: „There is much difference in the form of different embryos of approximately the same age, some being nearly globular and other elongated. A well defined suspensor appears somewhat late and may persist until the embryo

is mature.“ Bei *Tilia platyphyllos* fand STENAR (1925b) ebenfalls ca und cb durch Längswände geteilt, jedoch scheint die Entwicklung nicht immer so zu verlaufen; ferner finden sich in späteren Stadien breite Embryonen ohne deutlich abgesetzten Suspensor, daneben aber auch langgestreckte Formen, die einen Suspensor zu besitzen scheinen. Bezüglich der letzteren sagt der Autor: „Aber es handelt sich da um Embryonen, die sich in mehr oder weniger stark degenerierten Samenanlagen befinden.“ Er äußert also denselben Gedanken, den schon HEGELMAIER (1878; vgl. oben S. 401) angedeutet hat, daß nämlich die Raumverhältnisse, der Entwicklungszustand des Endosperms, kurz die den jugendlichen Embryo umgebende Umwelt in der Samenanlage für die „Unregelmäßigkeiten“ verantwortlich zu machen sei. Wenn wir diesen Gedanken festhalten, gelangen wir zu der Vorstellung, daß sich der Embryo in jeder Pflanze nach arteigenen Gesetzen zu entwickeln die Tendenz hat, daß aber auch bei Störungen, welche diese Entwicklung unmöglich machen, durch regulierende Zellteilungen¹⁾ doch ein normal ausgebildeter, lebensfähiger Embryo im reifen Samen entstehen kann. In diesem Zusammenhang mag auch auf die Frage hingewiesen werden, inwieweit die Entwicklung von Embryonen, die aus Synergiden hervorgehen oder als Adventivbildungen angelegt werden, in den Einzelheiten ihrer Ontogenie mit normalen Eiembryonen übereinstimmen. Trotz der zahlreichen Beobachtungen über Polyembryonie fehlt bis jetzt eine eingehende vergleichende Untersuchung. Im allgemeinen dürfte zwischen normalen und abnormalen Embryonen, wenn sie nebeneinander vorkommen, Übereinstimmung herrschen. In manchen Fällen von habitueller Polyembryonie wird angegeben, daß den Adventivembryonen zum Unterschied von den Eiembryonen ein Suspensor fehlt, z. B. bei *Citrus*.

Wenn wir die gemeinsamen Züge aus den Entwicklungswegen, die zur Ausbildung gegliederter Embryonen bei den Dikotyledonen führen, zusammenfassen wollen, sind wohl folgende die wichtigsten und am meisten charakteristischen:

1. Aus der Eizelle entsteht unter Ausbildung einer quergestellten Wand ein zweizelliges Stadium. Die apikale Zelle desselben ist in erster Linie an der Bildung des Keimlings, die basale in erster Linie an der des Suspensors beteiligt. Das Ausmaß, in welchem sich diese Zellen an der Bildung der genannten Teile beteiligen, ist jedoch sehr verschieden.
2. Die Basalzelle teilt sich fast immer durch eine Querwand, die Apikalzelle entweder durch eine Längs- oder durch eine Querwand. Im letzteren Falle werden in der Regel bei der nächsten Zellteilung Längswände gebildet. Diese Bildung von Längswänden in der apikalen Zelle des zwei- oder vierzelligen Proembryonalstadiums leitet die Differenzierung des eigentlichen Embryos ein.
3. In den zur Embryobildung verwendeten Etagen der jungen fadenförmigen Entwicklungsstadien werden zunächst durch kreuzweise gestellte Längswände Quadrantenzenellen gebildet. Die Zahl dieser Quadrantengruppen und ihre Verwendung zum Aufbau der Kotyledonarregion und des Hypokotyls ist verschieden.

¹⁾ Einen einfachen, lehrreichen Fall in dieser Hinsicht bildet ein abnormer Embryo, den SOUÈGES (1910a) bei *Anemone pulsatilla* beobachtet hat.

4. Die Ausbildung der Histogene innerhalb der Quadrantenzenellen kann auf verschiedene Weise vor sich gehen; ebenso unterliegt der Zeitpunkt, in welchem diese Differenzierung stattfindet, einigen Schwankungen.

5. Der sich entwickelnde eigentliche Embryo wird gegen den Suspensor zu durch eine Zelle abgeschlossen, welche die Initialen der Wurzelhaube und oft auch die Initialen des Periblems der Wurzelspitze erzeugt. Diese Zelle — gewöhnlich als Hypophyse bezeichnet — kann auf verschiedene Weise den Abschluß des Embryokörpers durchführen und verschiedenen Regionen des Proembryos entstammen.

6. Die basalen Teile des Proembryos werden zum Suspensor, der eine außerordentlich verschiedenartige Ausbildung erfährt.

b) Monocotyledones

Soweit die Entwicklung des Proembryos und die Beziehung seiner Teile zur Gliederung des fertigen Embryos näher bekannt ist, scheint kein grundsätzlicher Unterschied zwischen den Monokotyledonen und den Dikotyledonen zu bestehen. Diese Übereinstimmung geht so weit, daß es sich erübrigt, bei jenen eigene Typen aufzustellen. Im allgemeinen läßt sich vielleicht nur sagen, daß bei den Entwicklungsvorgängen der Monokotyledonen nicht jene Mannigfaltigkeit herrscht, wie bei den Dikotyledonen, wie zunächst einige von SOUÈGES genauer untersuchte Fälle zeigen werden.

Als Ausgangspunkt für die vergleichende Betrachtung dient uns auch hier wieder das zweizellige Stadium, das dadurch entsteht, daß die befruchtete Eizelle in zwei durch eine Querwand geschiedene Zellen, die Apikalzelle und die Basalzelle zerlegt wird. Die Apikalzelle bestimmt die Lage der Scheitelregion, hier des terminalen Kotyledos, der der Kotyledonarregion des Dikotyledonen-Embryos entspricht; die Basalzelle entspricht der Suspensorregion. Ebenso wenig wie bei den Dikotyledonen fällt jedoch die Grenz wand zwischen ca und cb mit der Grenze zwischen Suspensor und eigentlichem Embryo zusammen. Der Anteil, welchen ca und cb an der Bildung dieser Abschnitte nehmen, ist bei den einzelnen Vertretern der Monokotyledonen recht verschieden, wie wir aus einigen Beispielen sehen werden.

Bei *Anthericum ramosum* geht nach SOUÈGES (1918b) aus dem zweizelligen Stadium ein vierzelliges hervor, indem ca durch eine Längswand, cb durch eine Querwand geteilt wird. Im weiteren Verlauf entsteht aus ca durch eine zweite Längswand, die senkrecht zur ersten steht, ein Quadrantenstockwerk q, die Mittelzelle m des vierzelligen Stadiums wird durch eine Längswand und ci durch eine Querwand geteilt. Das sechzehn zellige Stadium besteht aus den Oktantenzellen, welche durch Querteilung der Quadrantenzenellen entstanden sind, aus einer Schichte von Quadranten, die aus m entstanden sind, aus einem längsgeteilten Stockwerke n und zwei einzelligen Stockwerken o und p. Die drei letztgenannten Stockwerke n, o und p sind aus der Zelle ci des vierzelligen Stadiums entstanden. Also im ganzen eine äußerst regelmäßige Zellteilungsfolge. Die Verwendung der einzelnen Stockwerke ist nun folgende: Die Oktanten, die, wie wir sehen, aus ca durch Teilung in den drei Haupttrichtungen entstanden sind, werden zum Kotyledo, m liefert das Hypokotyl und den seitlichen Vegetationspunkt des Stengels, die Zone n wird zur Hypophyse, während o und p als Suspensor fungieren.

Bei *Luzula Forsteri* (SOUÈGES 1923b) wird ca durch eine Längswand und etwas später cb durch eine Querwand geteilt (Abb. 53). Das achtzellige Stadium besteht aus den aus ca entstehenden Quadrantenzellen, aus dem durch eine Längswand geteilten Stockwerk m und den beiden übereinanderliegenden Zellen n und n', welche aus ci hervorgegangen sind. Zwischen diesem in vier Stockwerke gegliederten Stadium und dem Keimling bestehen folgende Beziehungen: Die Quadrantengruppe q, die aus ca entstanden ist, erzeugt den KOTYL- und Hypokotylteil, m liefert die Initialen des Periblems und der Wurzelhaube, an der Bildung der letzteren nimmt auch n teil, aus n' entsteht schließlich der Suspensor.

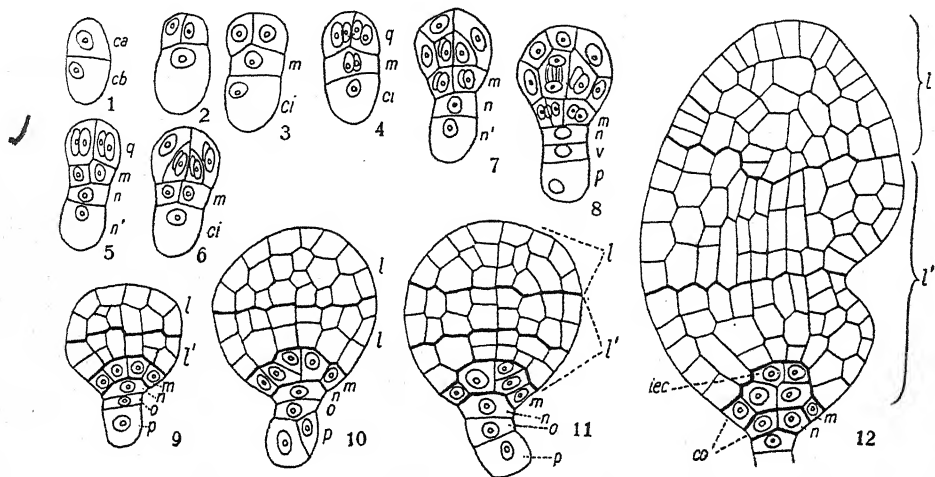


Abb. 53. Entwicklung des Embryos von *Luzula Forsteri*. Fig. 1—3. Entwicklung bis zum vierzelligen Stadium. — Fig. 4. Quadrantenbildung (q) in der Region ca, m längsgeteilt. — Fig. 5. Wie Fig. 4, jedoch ci in n und n' geteilt. — Fig. 6, 7. Dermatogenbildung in q. — Fig. 8. m in vier Zellen geteilt, n' in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt. — Fig. 9. Die Quadrantenregion q sekundär in die Regionen l und l' gegliedert. — Fig. 10, 11. Etwas spätere Stadien. — Fig. 12. Stadium, in welchem bereits die Region, wo die Plumula entsteht, durch eine Einbuchtung angedeutet ist; iec Initialen des Periblems der Hauptwurzel, co Anlage der Wurzelhaube.

Nach SOUÈGES.

Auffallend ist zunächst, daß ca (= q) auch das Hypokotyl erzeugt; noch auffallender ist aber die Erscheinung, daß in den vier Quadrantenzellen q zunächst durch perikline Wandbildung das Dermatogen abgetrennt wird, aber dennoch sekundär durch Querwände die Region q in die beiden Etagen l und l' zerlegt wird; eine Gliederung, die doch sonst nur durch Oktantenbildung eingeleitet wird. Aus l entsteht der obere Teil des Kotyledos, l' bildet zunächst Längswände aus, welche Periblem und Plerom differenzieren, und dann treten Querwände auf, die l' in zwei übereinanderliegende Schichten zerlegen. Von diesen liefert die oberste den basalen Teil der Kotyledos und die unterste das Hypokotyl und die Plumula. Über *Juncus* und *Luzula* vgl. ferner die Angaben bei LAURENT (1903a, 1904).

Sparganium simplex stimmt nach SOUÈGES (1924h) hinsichtlich der Verteilung der Elemente des vier- und achtzelligen Stadiums vollkommen

mit *Luzula Forsteri* überein. Auch hier wird durch tangentielle Wände aus den Quadranten das Dermatogen abgesondert und erst dann sekundär eine Gliederung dieser Region in l und l' durchgeführt. Die frühzeitige Dermatogenbildung wurde auch bei *Sparganium ramosum* von HEGELMAIER (1874) festgestellt.

Bei *Poa annua* wird nach SOUÈGES (1924c) die befruchtete Eizelle zunächst durch eine Querwand in ca und cb zerlegt und beim nächsten Teilungsschritt entsteht so wie bei zahlreichen Dikotyledonen ein vierzelliges Stadium, das aus den einzelligen Stockwerken ci und m und dem Stockwerk ca besteht, welches zwei nebeneinanderliegende Zellen aufweist. Das achtzellige Stadium besteht aus vier Quadrantenzellen

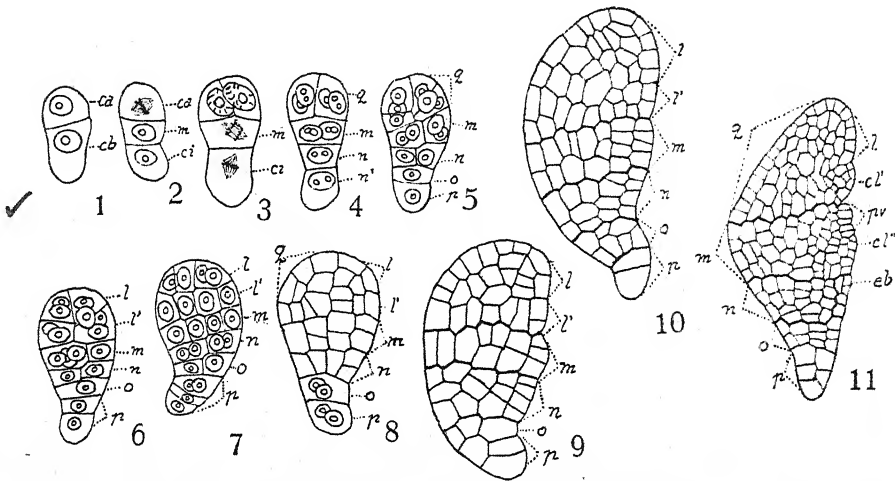


Abb. 54. Embryoentwicklung von *Poa annua*. Fig. 1—4. Entwicklung bis zum achtzelligen Stadium. — Fig. 5. Entstehung von Querwänden im Stockwerk q, ferner hat sich die Zelle n' des vorigen Stadiums durch eine Querwand in o und p geteilt. — Fig. 6—11. Spätere Stadien, welche die Beziehung der Stockwerke q, m, n, n', o, p zu den Teilen des ausgebildeten Keimes darstellen; pv Vegetationspunkt der Plumula, cl und cl' oberer und unterer Rand der Koleoptile, eb Epiblast. Nach SOUÈGES.

(q, vgl. Abb. 54, Fig. 4), die durch die Bildung kreuzweise gestellter Wände aus ca entstanden sind, aus dem zweizelligen Stockwerke m und den beiden einzelligen Stockwerken n und n', die aus ci hervorgegangen sind. Von der weiteren Entwicklung wäre hervorzuheben, daß in der Region q fernerhin quergestellte oder auch anders gerichtete Wände entstehen können. Nur im ersteren Falle wird die Region q in Oktanten zerlegt, die auf zwei Schichten von je vier Zellen l und l' verteilt sind. Die Verwendung der vier Stockwerke q (allenfalls in l + l' gegliedert), m, n und n' ist nun folgende: Aus q entsteht der Kotyledon und der obere Rand der Koleoptile, aus m das Hypokotyl, die Vegetationsspitze des Stengels, die Initialen des Pleroms und des Periblems der Wurzelspitze, n liefert die Wurzelhaube, die Koleorrhiza und den Epiblast, aus n' geht diejenige Region hervor, welche allgemein als Hypoblast bezeichnet wird und dem Suspensor der anderen Pflanzen entspricht. Über die Entwicklung des Gramineen-Embryos vgl. auch NÖRNER 1881, TANNERT 1905).

Trotz großer Verschiedenheit im einzelnen haben die besprochenen Monokotyledonen in ihrer Embryobildung das eine gemeinsam, daß beide Zellen des zweizelligen Embryos sich teilen; verschieden ist die Verwendung der aus ca und cb hervorgehenden Stockwerke zur Bildung der Hauptregionen des fertigen Keimes. *Sagittaria*, welche gewöhnlich in den Handbüchern als Beispiel für die Entwicklung eines Monokotyledonenkeimes gewählt wird, zeigt jedoch wesentlich anderes Verhalten. Bei *Sagittaria sagittaeifolia* (SCHAFFNER 1897 a, SOUÈGES 1897 a, b, c) verhält sich die bei dem ersten Teilungsschritt gebildete Zelle cb so wie es früher bei *Sagina procumbens* beschrieben wurde (vgl. S. 412), sie teilt sich nicht weiter, wird außerordentlich groß, hat einen großen Zellkern und spielt bei der Ausgestaltung des Proembryos und Embryos keine Rolle. ca teilt sich weiter durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen und diese erzeugen bei dem nächsten Teilungsschritt, der aber natürlich im allgemeinen nicht gleichzeitig in beiden Zellen erfolgt, einen vierzelligen Körper. Dieser besteht aus zwei terminalen nebeneinandergelegenen Zellen (q) und zwei übereinanderliegenden, von denen wir die q anliegende mit m und die cb anliegende mit n bezeichnen wollen. Aus der Region q entsteht der Kotyledo, m liefert die obere Hälfte des Hypokotyls und die an diesem seitlich auftretende Vegetationsspitze des Stengels und n die untere Hälfte des Hypokotyls, die Hypophyse und den eigentlichen Suspensor. Von dem weiteren Verlauf der Entwicklung wäre zunächst hervorzuheben, daß aus q durch eine zweite Längswand zunächst Quadranten und dann durch Bildung von Querwänden Oktanten hervorgehen; unterdessen ist in m Quadrantenbildung eingetreten. Auch hat sich die Zelle n in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt, von denen die obere wieder längs- die untere quergeteilt wird. Erstere nimmt an der Bildung des Hypokotyls teil, die letztere bildet die Hypophyse und ein kurzes fadenförmiges Stück aus, welches zusammen mit cb den Suspensor bildet. Hinsichtlich der Differenzierung der Vegetationsspitze ist folgendes hervorzuheben: Äußerlich ist der Beginn dieser Differenzierung durch eine Einsenkung an der Seite des Embryokörpers kenntlich. Die Entstehung dieser Einsenkung hängt damit zusammen, daß die vier Quadranten, in welche die Zelle m durch kreuzweise gestellte Wände zerlegt wird, bei ihrer weiteren Entwicklung verschiedenes Verhalten zeigen. Drei oder zwei dieser Quadranten bilden nämlich annähernd gleichzeitig auf gewöhnliche Weise die Histogene aus, während der vierte oder die beiden anderen Quadranten sich zögernd und auch in anderer Weise teilen. Diese Verzögerung in dem oder den privilegierten Quadranten ist die Ursache der erwähnten Einsenkung. Hinsichtlich der Verschiedenheit der Teilung in den privilegierten und nicht privilegierten Quadranten, fand SOUÈGES, dem diese Beobachtungen entnommen sind, daß in den letzteren nach der Bildung der Histogene zuerst Quer- und dann Längswände entstehen, während in den privilegierten Quadranten auf die Querwände wieder Querwände folgen. Während also die nicht privilegierten Quadranten auf Längsschnitten nur eine Zone von Querwänden zeigen, treten in den privilegierten Quadranten, die an der Bildung der Plumula beteiligt sind, Längsreihen von je vier Zellen übereinander auf.

Nach den vorliegenden Angaben ist es sehr wahrscheinlich, daß der Entwicklungsgang, wie wir ihn hier bei *Sagittaria* gefunden haben,

bei den Helobiae weiter verbreitet ist. Wie die Beobachtungen an *Sagittaria lancifolia* (COOK 1907a), *Alisma plantago* (HANSTEIN 1870, FAMINTZIN 1879), *Helodea canadensis* (WYLIE 1904), *Najas major* (CAMPBELL 1897), *Potamogeton*-Arten (HOLFERTY 1901, WIEGAND 1900, COOK 1908), *Ruppia maritima* (MURBECK 1902b) u. a. zeigen, tritt hier zum mindesten die Erscheinung allgemein auf, daß die erste Teilung der Eizelle zu einer sofortigen Differenzierung in die basale haustoriale Zelle und die apikale germinative Zelle führt.

Die Zahl derjenigen Monokotyledonen, bei welchen die Zellteilungsfolge in den ersten Stadien und deren Beziehung zu den Hauptregionen des fertigen Embryos näher bekannt ist, erscheint verhältnismäßig gering. Immerhin tritt die Tatsache deutlich hervor, daß in dem Verlaufe der ersten Zellteilungen weitgehende Übereinstimmung mit den Dikotyledonen herrscht. Die wichtigsten Erscheinungen, die beide Klassen gemeinsam haben, sind folgende:

1. Die Eizelle zerfällt in ca und cb.
2. Wenn cb eine Weiterentwicklung durch Zellteilung erfährt, wird sie in der Regel durch eine Querwand, ca dagegen durch eine Längswand geteilt. Dieses Aussehen des vierzelligen Stadiums ist, soweit bekannt, unter den Monokotyledonen das gewöhnliche und unter den Dikotyledonen ist es weit verbreitet.
3. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung entstehen Stadien, die aus übereinanderliegenden Stockwerken bestehen, von welchen die basalen (mikropylaren) einfache Zellen sind, während die terminalen eine Teilung durch Längswände erfahren haben; mit anderen Worten, die Teilung durch Längswände ist im allgemeinen am apikalen Ende am größten und nimmt gegen die Basis zu ab.
4. Die Verwendung dieser Stockwerke zur Erzeugung der Hauptregionen des fertigen Keimlings und des Suspensors ist innerhalb beider Klassen recht variabel.
5. In beiden Klassen tritt der Fall auf, daß cb ungeteilt bleibt, zu einer großen „haustoriellen“, blasenförmigen Zelle wird und an dem Aufbau des Embryos und des Suspensors sonst keinen Anteil nimmt. ca verhält sich dann so, wie die Eizelle in den anderen Fällen.
6. In beiden Klassen ist im allgemeinen Quadranten- oder Oktantenbildung die Grundlage, auf der die weitere Ausgestaltung des Kotyledonarteiles und Hypokotyls beruht.

Der wichtigste Unterschied, der zwischen den Monokotyledonen und den Dikotyledonen besteht, betrifft die Bildung der Kotyledonen und des Vegetationspunktes des Stengels. Bei den Dikotyledonen wird — wir benützen die Darstellung bei SOUÈGES (Bull. Soc. bot. 1912, S. 25 ff.) über *Myosurus* als typisches Beispiel — in der Kotyledonarschichte des Kugelstadiums an zwei gegenüberliegenden Stellen je eine Pleromzelle differenziert, welche die Ausbildung der Kotyledonen einleitet. Durch vorwiegend tangentielle Teilungen dieser Initialzelle, die von entsprechenden Teilungen des darüberliegenden Periblems und Dermatogens begleitet werden, entstehen zwei Auswüchse aus der Embryokugel (über die Lage der Kotyledonen zu den beiden primären Längswänden vgl. S. 402). Die zwischen der Basis der Kotyledonen liegenden, circumaxialen Zellen der Kotyledonarschichte liefern das Meristem der Plumula. Bei gewissen Dikotyledonen wird dieses von einer Epiphysenregion

(vgl. S. 406) gebildet. Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei den Monokotyledonen. Bei den oben besprochenen Vertretern derselben geht aus der terminalen Quadrantengruppe dasjenige Organ hervor, welches hier als Kotyledo bezeichnet wird. Dagegen entsteht, wie wir gesehen haben, der Vegetationspunkt des Stengels seitlich aus der nächst tiefergelegenen Quadrantengruppe. Es darf jedoch nicht so ohne weiteres angenommen werden, daß diese Entstehung des Kotyledos und des Vegetationspunktes bei allen Monokotyledonen gleichmäßig herrscht. Denn SOLMS-LAUBACH (1878) hat angegeben, daß bei Commelinaceen (*Tinnantia* und *Heteractia*) und Dioscoreaceen der Vegetationspunkt der Plumula anfangs terminal im Schnittpunkte der beiden primären Meridionalwände liege und der einzige Kotyledo der Lage nach zwei nebeneinanderliegenden Quadrantenzellen entspreche. Diese Angabe wurde indessen durch die Befunde SUESSENGUTHS (1919, S. 33ff.) an *Tradescantia „myrtifolia“* teilweise berichtigt. Aus diesen ergibt sich, daß sowohl ca als auch cb durch meridonal verlaufende und kreuzweise gestellte Wände geteilt werden. In diesen Oktantenzellen — ein Suspensor fehlt vollkommen — wird durch tangential Wände das Dermatogen abgesondert. An dem Aufbau des Kotyledos nehmen nun alle vier oberen Oktantenzellen teil, „zwei an dem des eigentlichen Samenlappens, die beiden anderen an dem der basalen, die Plumula umfassenden Flügel“. Die Frage, ob der Vegetationspunkt genau terminal an der Kreuzungsstelle der primären Kreuzwände entstehe, läßt SUESSENGUTH unentschieden. Er ist daher geneigt die Unterscheidung von Monokotyledonen in solche mit lateralem und terminalem Vegetationspunkt aufzugeben und zu unterscheiden: 1. Embryonen, deren ursprüngliche Terminalzellen nur den Kotyledo aufbauen, die Plumula entsteht seitlich aus tiefer gelegenen Zellen; 2. Embryonen, deren ursprüngliche Terminalzellen Kotylwall und Plumula liefern. Wir werden bei dieser Unterscheidung vielleicht weniger Gewicht auf den Begriff Terminalzellen legen. Denn dieser Begriff ist unklar, solange nicht festgesetzt ist, um welches Stadium es sich handelt, wenn von Terminalzellen gesprochen wird. Dagegen ist die Bildung eines Kotylwalles, welcher den Vegetationspunkt umgibt, etwas sehr Charakteristisches, das die Embryonen von *Tradescantia*, *Tacca* (nach SOLMS-LAUBACH) und anderen wesentlich von den oben näher besprochenen Embryotypen unterscheidet.

B. Die Entwicklung ungegliederter Keimlinge

Bei zahlreichen Angiospermen gehen aus der befruchteten Eizelle Gewebekörper hervor, welche auch zur Zeit der Samenreife noch keine Differenzierung in die normalen Teile des Keimes aufweisen. Diese Erscheinung ist nicht auf bestimmte Verwandtschaftskreise beschränkt, sondern tritt zerstreut in allen möglichen Abteilungen des Systems auf. Zum Teil lassen sich leicht Beziehungen zwischen dieser Ausbildungsweise der Embryonen und ökologischen Verhältnissen finden. Ungegliederte, kleine, wenigzellige Embryonen finden sich vor allem in den kleinen, in großen Massen erzeugten Samen oder allgemeiner Fortpflanzungseinheiten bei Orchidaceae, Burmanniaceae, Balanophoraceae, Rafflesiaceae, Orobanchaceae und anderen. Es handelt sich da um Pflanzen mit spezialisierter Lebensweise, vor allem um

Parasiten und Saprophyten, wo nur ein ganz geringer Prozentsatz der erzeugten Samen die zu ihrer Weiterentwicklung notwendigen Existenzbedingungen findet.

Dieser Umstand, daß ein Zusammenhang zwischen Saprophytismus und Parasitismus einerseits und der Bildung „unvollständiger“ Embryonen (GOEBEL) andererseits besteht, weist darauf hin, daß wir diese letzteren als sekundär entstandene Hemmungsbildungen betrachten müssen. Diese Auffassung dürfte jedoch auch in solchen Fällen zutreffen, wo wir keinen solchen Zusammenhang mit spezialisierter Lebensweise feststellen können. Im folgenden sollen eine Anzahl Beispiele die Entwicklung ungegliederter Embryonen erläutern.

Durch den Besitz ungegliederter Embryonen sind im allgemeinen die Orchidaceae ausgezeichnet. Sehr weit ist die Unterdrückung der Gliederung des Keimlings bei *Listera ovata* getrieben. PFITZER (1880) beschreibt, daß bei dieser Pflanze aus der Eizelle zunächst vier in eine Reihe gestellte Zellen hervorgehen. In jeder derselben werden durch kreuzförmig gestellte Wände Quadranten gebildet. Am terminalen Ende erfolgen in diesen Teilungen durch Tangentialwände und in den inneren Tochterzellen des zweiten Stockwerkes treten noch Längswände auf. Auf diesem Stadium bleibt der Keimling stehen. Die Angaben TREUBS (1879) decken sich nur teilweise mit den Angaben PFISTERS. Nach ihnen führt nur die erste Teilung zur Bildung einer Querwand, die folgenden Teilungen geschehen durch Längs- oder schräge Wände. Aber das, was zur Zeit der Samenreife vorhanden ist, hat die Form eines eiförmigen Klumpens ohne Andeutung eines Suspensors. Zu den Vertretern der Familie mit Embryonen ohne Suspensor gehören nach TREUB (1879) auch noch *Cypripedium spectabile*, *Epipactis palustris* und *latifolia* (vgl. Abb. 56, Fig. 5—12). DUMÉE (1910) spricht allerdings bei *Epipactis*, ferner auch bei *Ophrys*, *Neottia*, *Goodyera*, *Limodorum* und *Spiranthes* von einem kurzen, oft auf eine Zelle reduzierten und beinahe mit dem Embryo ein Ganzes bildenden Suspensor. Bei anderen Orchidaceae finden wir wohl einen gänzlich ungegliederten eigentlichen Embryo, aber einen deutlichen Suspensor, welcher in seiner Ausbildung eine sehr große Mannigfaltigkeit aufweist, die später noch besprochen werden soll. In manchen Fällen zeigt jedoch auch der eigentliche Embryo die Spur einer morphologischen Differenzierung. Nach PFITZER (1880) ist bei *Orchis latifolia* durch die verschiedene Zellgröße eine Gliederung in eine Kotyledonarregion und ein Hypokotyl angedeutet. Auch der Zellinhalt dieser Regionen kann verschieden sein und bei *Dendrochilum glumaceum* fand dieser Autor in der kleinzelligen Kotyledonarregion reichlich Chlorophyll. Von Interesse ist ferner, daß nach PFITZER bei *Orchis latifolia* eine Zelle an der Übergangsstelle von Suspensor und Embryo als Hypophyse fungiert: „Sie wölbt sich in das Embryokügelchen hinein und schließt dasselbe durch eine Querwand. Die so hinzugekommene Zelle teilt sich noch einmal längs oder auch übers Kreuz.“ Der am weitesten vorgeschrittene Embryonaltypus ist aber der, den TREUB (1879; vgl. auch HOFMEISTER 1861) bei *Sobralia micrantha* beobachtet hat. Er erinnert in vieler Hinsicht an *Alisma plantago* nach HANSTEIN, von der er sich hauptsächlich durch die schwächere Ausbildung des Kotyledos und dadurch unterscheidet, daß keine Wurzelanlage zustande kommt. Schließlich sei noch eine andersartige Differenzierung erwähnt, die von K. HEUSSER

(1915) genauer verfolgt wurde. Bei *Himantoglossum hircinum* entsteht nämlich durch die Teilung von cb ein aus drei Stockwerken bestehender Proembryo. Das apikale und mittlere Stockwerk liefert den aus 48 Zellen bestehenden Embryokörper, wobei aus dem mittleren die Pilzwirtzellen, aus dem ersteren der übrige Teil hervorgeht. Aus der untersten Zelle des Proembryos entsteht der aus 4—8 Zellen bestehende Suspensor. Vgl. auch JOHOW (1885, 1889).

Bei den Orobanchaceae erfolgt die Embryobildung, wenn wir der Darstellung KOCHS (1878) über *Orobanche Hederae* folgen, nach dem Cruciferentypus. In den aus ca hervorgehenden Oktantenzellen wird in der Regel durch tangentielle Wandbildung das Dermatogen abgesondert und in den Innenzellen werden einige wenige Wände angelegt. Mit Hilfe einer Hypophyse wird die Embryokugel gegen den langen, dünnen Suspensor (vgl. S. 394) abgeschlossen. Zu einer Ausgliederung der Kotyledonen kommt es nicht. Vgl. ferner COOKE und SHIVELY (1904), A. C. SMITH (1904).

Von den hier zu nennenden Pirolaceae möge *Monotropa Hypopitys* genannt sein, wo die Entwicklung des Keimlings auf einer noch früheren Stufe gehemmt erscheint als bei *Orobanche*. Wie vielfach festgestellt wurde, wächst bei *Monotropa* die befruchtete Eizelle bedeutend in die Länge, durchdringt mit ihrem terminalen, etwas angeschwollenen Ende die ihr zunächst liegende, quergestellte Wand des zelligen Endosperms und erfährt dann erst die Teilung in ca und die sehr langgestreckte Zelle cb. ca wird weiterhin in Oktantenzellen, cb in der Nähe der letzteren durch eine Querwand zerlegt und damit hört die Entwicklung des Embryos im Samen auf (KOCH 1880, 1882, PELTRISOT 1904b). Bei anderen Pirolaceae (*Pirola*, *Moneses*, *Chimophila*) geht die Entwicklung der Embryokugel etwas weiter, eine Gliederung in die Organe der Keimpflanze erfolgt jedoch nicht (PELTRISOT 1904b).

Bei *Rafflesia Patma* (ERNST und SCHMID 1913) teilt sich die befruchtete Eizelle in ca und cb. Die letztere Zelle wird nur noch einmal durch eine Längswand geteilt. ca hingegen wird zunächst durch eine Querwand und jede Tochterzelle darauf durch eine Längswand geteilt. In der Regel erfolgt das weitere Wachstum erst nach einer Ruhepause, während welcher Endospermzellen gebildet werden, beschränkt sich aber auf eine „Vermehrung der Stockwerke und eine nochmalige Teilung jeder Etage, die vorderste manchmal ausgenommen“. Im Gegensatz dazu unterbleiben bei *Cytinus hypocistis* nach ARCANGELI (1876) Längsteilungen in den basalen Zellen des proembryonalen kurzen Zellfadens, so daß der fertige Embryo aus einem eiförmigen Embryokörper, in dem ebensowenig wie bei *Rafflesia* ein Dermatogen differenziert ist, und einem kurzen einreihigen Suspensor besteht. Über den Embryo der Rafflesiaceae und Hydnoraceae vgl. im übrigen auch SOLMS-LAUBACH (1874) und CHODAT (1916); ferner auch die Angaben von ENDRISS (1902) über *Pilostyles Ingae*.

Außerordentlich kleine wenigzellige Embryonen sind bei den Burmanniaceae bekannt. Im Samen von *Burmannia candida* und *Championii* besteht z. B. der Embryo im reifen Samen aus einem drei-, höchstens vierzelligen Körper (ERNST und BERNARD 1912a). Bei *Burmannia coelestis* wird cb durch eine Querwand und ca durch sich kreuzende Längswände geteilt und damit schließt die Entwicklung ab.

Es ist nicht ohne Interesse, daß ERNST und BERNARD (1912b) bei den parthenogenetisch erzeugten Embryonen dieser Pflanze gelegentlich Abweichungen von der normalen Entwicklung beobachtet haben. So kann eine der beiden ersten Teilungen durch Querwände unterbleiben; ferner können die Längswände eine abweichende Lage einnehmen und schließlich kommt es vor, daß in der apikalen Zelle die Wandbildung unterbleibt und eine mehrkernige Zelle entsteht. Vgl. auch die Angaben JOHOWS (1885, 1889) über *Burmannia*, *Dictyostegia* und *Apteria*.

Die Embryobildung von *Balanophora* wurde bereits von HOFMEISTER (1859) beschrieben. Das freie Ende der sich streckenden Eizelle teilt sich durch eine Querwand. Die Basalzelle kann eine weitere Teilung durch eine ebenfalls solche Wand erfahren, während die Endzelle zu einem in vier Quadrantenzellen geteilten Embryokügelchen wird. Ungefähr dasselbe Stadium erreichen auch nach den neueren Untersuchungen die Embryonen im fertigen Samen (vgl. ERNST 1914; vgl. auch hier über die angebliche Bildung von Embryonen aus dem Endosperm).

Die am weitesten gehende Reduktion der Embryonalentwicklung ist wohl diejenige, welche JOHOW (1885) bei *Voyria trinitatis* beobachtete. Er fand nämlich in völlig reifen, aus aufgesprungenen Kapseln entnommenen Samen „den Embryo aus höchstens vier, in manchen Fällen auch einer einzigen, in anderen aus zwei oder drei Zellen bestehend. Diese ein bis vier Zellen liegen in einer einfachen Reihe übereinander...“ Vgl. auch JOHOW (1889) ferner die neueren Untersuchungen OEHLERS (1927).

Die hier angeführten Beispiele weisen in mancher Hinsicht gemeinsame Züge auf. Es handelt sich um kleine, in außerordentlich großer Zahl gebildete Samen, überwiegend solche von „Feilspanform“; sie sind leicht, durch keine großen Reservestoffmengen belastet. Nicht nur der Keimling, sondern auch die Testa und vielfach auch das Endosperm erscheinen reduziert. Der ungegliederte Keimling ist nur ein Teil der Anpassungserscheinungen, die mit der Verbreitungsökologie zusammenhängen. Einen ganz anderen Eindruck erwecken die Verhältnisse, die wir im folgenden besprechen werden und die — so verschieden sie auch untereinander sind — jedenfalls nicht von demselben Gesichtspunkt aus verstanden werden können, wie die oben besprochenen.

Bei *Corydalis cava* wird nach HEGELMAIER (1878, S. 113) die Eizelle durch eine Querwand, welche auch in den späteren Stadien noch deutlich hervortritt, in ca und cb geteilt. ca zerfällt durch kreuzweise gestellte Längswände in vier meist etwas ungleiche Quadrantenzellen; cb erfährt meistens eine Teilung durch eine annähernd längsgestellte Wand und darauf folgen Teilungen mit sich steigender Unregelmäßigkeit. Die apikalen Quadranten werden durch Scheidewände, welche nicht tangential verlaufen, weiter geteilt. Erst am Schluß der intraovulären Entwicklung des Embryos, nachdem aus ca etwa 20 Zellen entstanden sind, kommt es zum Beginn einer Dermatogenbildung. Diese ist die einzige Differenzierung, die sichtbar wird zur Zeit, da der Samen abfällt. Eine äußere Gliederung fehlt vollkommen in diesem Zeitpunkt, jedoch entwickelt sich der Embryo im abgefallenen Samen weiter. Im Spätherbst enthält er einen Keim mit verhältnismäßig kurzem, in ein abgerundetes Wurzelende ausgehendem Achsenteil und einem außerordentlich lang gestielten Kotyledo mit gefalteter Spreite. *Corydalis cava* gehört

so wie andere Vertreter der Sektion *Bulbocapnos* zu den Pseudomonokotylen. Die Keimentwicklung von *C. solida* dürfte den Angaben HOFMEISTERS (1858) zufolge im ganzen mit *C. cava* übereinstimmen. Andere Arten dieser Gattung besitzen jedoch einen Proembryo, der im Samen einen mächtigen Suspensor entwickelt und zur Zeit der Samenreife einen vollkommen gegliederten Keim aufweist. Hierher gehört die von HEGELMAIER (1878) untersuchte *C. ochroleuca*.

Die Pseudomonokotylye findet sich wieder bei *Erigenia bulbosa*, deren reifer Samen nach HEGELMAIER (1878, S. 144) wenig entwickelte Embryonalstadien enthält. Die Endzelle des langgestreckten fadenförmigen Vorkeimes weist nur einige wenige Teilungswände auf. Daß für die Pseudomonokotylen die Ausbildung eines ungegliederten Keimes geradezu charakteristisch ist, zeigt auch *Ranunculus ficaria* (HEGELMAIER 1878, SOUÈGES 1910—1914). Wie die Abb. 55 zeigt, besteht im großen und ganzen Übereinstimmung mit *Myosurus minimus*, doch ist im abfallenden Samen ein Embryokörper vorhanden, der keine deutliche Gliederung in Histogene erkennen läßt. Auch hier findet so wie bei *Corydalis cava* im abgefallenen Samen ein Größerwerden und eine Differenzierung des Keimlings statt¹⁾. Die Embryobildung von *Utricularia vulgaris* (vgl. KAMIENSKY 1877) und *Cuscuta* (vgl. KOCH 1877b, K. PETERS 1908), die ebenfalls in diesem Zusammenhang zu nennen ist, soll hier nur erwähnt werden.

Von anderen Pflanzen mit ungegliederten Keimen sei ferner *Eriocaulon septangulare* erwähnt. Nach R. W. SMITH (1910) wird hier die Eizelle durch eine Querwand in ca und cb geteilt. In beiden Zellen entstehen hier nun Längswände, die zur Quadrantenbildung führen. Darauf folgt sofort die Absonderung des Dermatogens durch die Ausbildung tangentialer Wände. Diese Entwicklung geht in ca und cb nicht gleichzeitig vor sich, bald zeigt die eine, bald die andere Zelle einen Vorsprung. Der sich ergebende fertige Embryo hat die Form einer Glocke mit abgeflachtem Rande und im Durchschnitt ein deutlich differenziertes Dermatogen. Die auffallende Regelmäßigkeit in der Entwicklung der jüngsten Stadien und die so auffallende frühe Ausgliederung des Dermatogens, die *Eriocaulon* auszeichnet, finden wir bei der dieser Pflanze ziemlich nahestehenden *Xyris indica* nicht. Schon die erste Wand, die in der Eizelle entsteht, verläuft nach WEINZIEHER (1914) quer oder schräg und die folgenden Wände werden senkrecht oder schief zur ersten gebildet. Der fertige Embryo ist hier ein linsenförmiger Körper, an welchem wir keine Gliederung in den Suspensor und die Organe des Keimlings angedeutet finden.

Eine ähnliche Form des fertigen ungegliederten Embryos, wie sie hier auftritt, finden wir in ganz anderer Verwandtschaft wieder, nämlich bei *Barringtonia Vriesei*. Bei dieser Pflanze beschrieb TREUB (1884) einen flach-scheibenförmigen Embryo, in welchem in späten Stadien die Differenzierung in eine basale und terminale Zelllage angedeutet ist, die vielleicht einer Gliederung in Suspensor und Embryo entspricht.

Zur Zeit der Samenreife besitzt ferner auch *Peperomia* einen ungegliederten Embryo, an welchem weder ein Suspensor noch Organe des Keimlings zu unterscheiden sind. Bemerkenswert ist, daß bei der

¹⁾ Vgl. darüber B. SCHMID (1902).

ersten Teilung von *P. pellucida* eine Längswand gebildet wird (CAMPBELL 1899 b, D. S. JOHNSON 1900 c) und dasselbe wurde von FISHER (1914) bei *Peperomia reflexa* beobachtet.

Die Erscheinung, daß die erste Teilung der Eizelle durch eine Längswand erfolgt, ist jedenfalls sehr selten. Sie wurde wohl zuerst an *Loranthus*-Arten von TREUB (1883, 1885) beobachtet und führt hier zur Bildung von Stadien, wo ein langer, aus zwei Zellreihen bestehender und oft etwas gedrehter Suspensor vorhanden ist, welcher die Anlage des eigentlichen Embryonalkörpers in den Grund des Embryosackes ver-

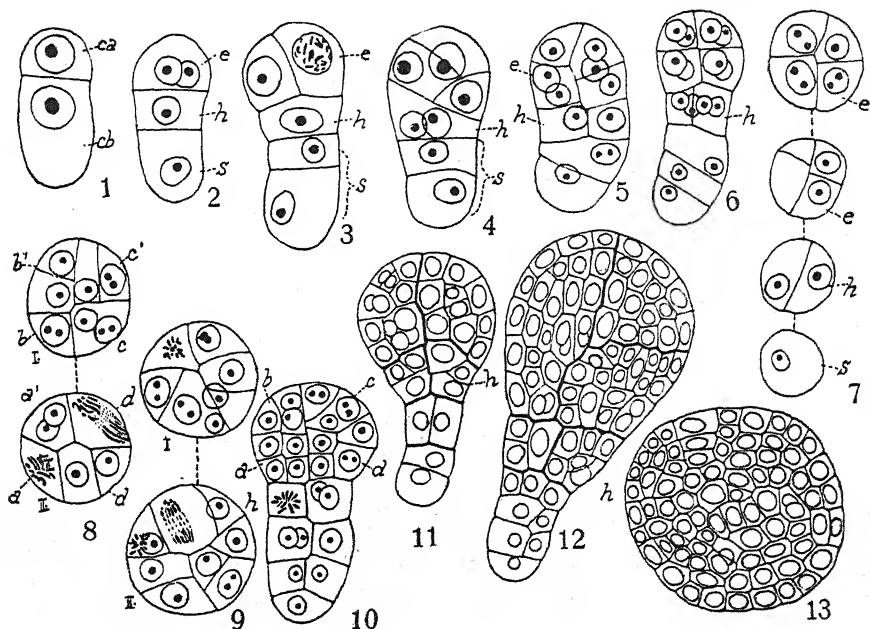


Abb. 55. Embryoentwicklung von *Ranunculus ficaria*. Fig. 1, 2. Zweizelliges und vierzelliges Stadium. — Fig. 3—6. Weitere zum Teil unregelmäßige Stadien. — Fig. 7. Querschnittreihe des Stadiums der Fig. 6. — Fig. 8, 9. Querschnitte, die Differenzierung in den Oktanten zeigend. — Fig. 10, 11. Etwas spätere Stadien. — Fig. 12, 13. Zustand des Embryos in der abfallenden Frucht im Längs- und Querschnitt. Nach SOUÈGES.

senkt, wo die Endospermentwicklung beginnt. — Nach P. M. SMITH (1916) wird bei *Dioscorea villosa* die erste Teilungswand in der Eizelle stark schräg, fast in der Längsrichtung angelegt. Hier ist diese Abweichung von der Regel, daß die erste Wand quer verläuft, der Ausdruck eines recht unregelmäßigen Verlaufes der ersten Entwicklungsstadien überhaupt. Es besteht hier überhaupt keine bestimmte Beziehung zwischen den zuerst gebildeten Zellen und der Gliederung des späteren Embryos. Daß die erste Wand eine Längswand ist, wurde ferner auch als häufiger Fall bei *Leitneria floridana* (PFEIFFER 1912) festgestellt. Über das Verhalten von *Borago officinalis* vgl. S. 412.

Weitere Fälle, wo ungegliederte Embryonen im Samen entstehen, seien hier ohne nähere Besprechung angeführt: *Cynomorium coccineum* (JUEL 1903 b), *Hedysmium arborescens*, *nutans* (EDWARDS 1920), *Gun-*

nera chilensis (MODILEWSKI 1908b), *Sciaphila Schwakeana* (JOHOW 1889) und sp. (WIRZ 1910), *Arisaema triphyllum* (GOW 1908a), *Lennoa madreporioides* (SUESSENGUTH 1927) u. a.

An dieser Stelle können auch diejenigen Entwicklungsvorgänge besprochen werden, wo durch die Teilung der Eizelle zunächst ein ungegliederter und ungerichteter Gewebekörper entsteht, aus welchem später erst ein oder mehrere Proembryonen hervorsprossen. Dieser Vorgang, der insbesondere deshalb Beachtung gefunden hat, weil er eine der Ursachen der Polyembryonie werden kann, möge als Embryonal-sprossung bezeichnet werden. Er wurde z. B. bei *Tulipa Gesneriana* (ERNST 1901), *Vincetoxicum officinale* und *nigrum* (SEEFELDNER 1912, GUIGNARD 1922 a), *Erythronium americanum* (JEFFREY 1895), *albidum* (SCHAFFNER 1901; vgl. auch ERNST 1901, S. 55), *Limnocharis emarginata* (HALL 1902) beschrieben. Ein charakteristischer Zug dieses Entwicklungsvorganges ist zunächst ein ziemlich unregelmäßiger Ablauf der ersten Teilungen. Bei *Tulipa Gesneriana* kommt außer der normalen ersten Teilung durch eine Querwand auch eine solche durch Längs- und schräge Wände vor. Auch die folgenden Teilungen verlaufen unregelmäßig und führen zur Bildung eines traubigen, aus plasmareichen, oft mehrkernigen Zellen bestehenden Körpers. Auf dem Scheitel desselben wölben sich einzelne Zellen vor und diese wachsen zu kurzen Zellreihen aus, die Embryonalanlagen sind. Die übrigen Zellen des „Vorkeimträgers“ (eine von ERNST vorgeschlagene Bezeichnung) werden zum Teile noch weiter geteilt, wobei verschiedene Unregelmäßigkeiten auftreten. Im großen und ganzen übereinstimmende Verhältnisse finden wir auch bei den übrigen der hier genannten Pflanzen. Vgl. auch Abb. 34, Fig. 6 auf S. 315, ferner die späteren Ausführungen im Kapitel Polyembryonie.

3. Der Suspensor

Von den aus der Eizelle entstehenden Zellen wird meist nur ein Teil zur Entwicklung der Keimpflanze aufgebraucht. Aus dem übrigen, stets mikropylar gelegenen Teile geht der Suspensor hervor. Dieser ist im Gegensatz zum Keimling eine vorübergehende Bildung.

Bei der vorausgehenden Besprechung der Embryonalentwicklung wurde im großen und ganzen auch die Entstehung des Suspendors mitberücksichtigt. Dennoch soll dieser im folgenden noch eine selbständige Behandlung erfahren, in der hauptsächlich zwei Gesichtspunkte hervortreten werden, nämlich die große Variabilität in der Ausbildung des Suspendors und dann die Frage nach der Funktion und der Bedeutung des Suspendors für die Entwicklung des Keimlings. Der erstgenannte Gesichtspunkt wird es bedingen, daß an einer Anzahl von Familien gezeigt wird, wie sehr die Ausbildung des Suspendors selbst innerhalb eines verhältnismäßig engen Verwandtschaftskreises schwanken kann. Der zweite Gesichtspunkt stellt diejenigen Suspendorbildungen in den Vordergrund, die in ihrem Bau an die früher besprochenen Haustorien erinnern.

Der Gedanke, daß gewissen Suspendoren eine besondere Bedeutung für die Ernährung des Keimlings zukomme, daß sie, wie wir jetzt sagen, Haustorien sein können, wurde hauptsächlich durch die Untersuchungen TREUBS (1879) über die Embryobildung der Orchidaceae begründet.

Dieser Forscher gelangte zur Einsicht, daß der größte Teil der Reservestoffe, welche der Embryo enthält, diesem durch den Suspensor zugeführt werden, wobei sich dieses Organ gegenüber dem umgebenden Gewebe wie das Haustorium eines Schmarotzers verhält. Dieser Gedanke wurde auch kurz nach dem Erscheinen von TREUBs Arbeit durch die Untersuchungen GUIGNARDS (1881a) an Leguminosen-Embryonen bestätigt. Die Methoden, durch welche beide Forscher, die sich übrigens in weiser Beschränkung davor hüteten, ihre Vermutung auf alle Suspensoren auszudehnen, ihre Ideen zu stützen suchten, waren in der Hauptsache mikrochemischer Art. TREUB und GUIGNARD erwiesen durch ihre Methoden, daß die Membranen des Suspendors besonders durchlässig seien und daß ferner die Inhaltsstoffe in diesen Zellen für eine ernährungsphysiologische Rolle sprechen. Diesen Methoden können auch die in neuerer Zeit stärker zur Geltung kommenden Befunde hinsichtlich des Zellkernes angeschlossen werden. Die Kerne der Suspensoren zeigen alle Abstufungen von ganz normal aussehenden Kernen bis zu außerordentlich großen, „hypertrophierten“ Kernen. Gerade diese sind aber ein geradezu charakteristisches Merkmal ernährungsphysiologisch wichtiger, „drüsiger“ Organe. Im Bereiche der Embryologie treffen wir sie insbesondere an bei gewissen Antipoden und im Endosperm bei den diesem angehörenden haustoriellen Bildungen. Wenn wir diesen eine ernährungsphysiologische Tätigkeit zuschreiben, können wir sie mit voller Berechtigung auch zahlreichen Suspensoren mit hypertrophierten Kernen zuerkennen, wenn die übrigen Strukturverhältnisse eine solche Deutung stützen.

Nach allem haben wir bei den Angiospermen zwei durch Übergänge verbundene Haupttypen von Suspensoren zu unterscheiden. Zunächst solche, deren Bau uns keinen Anhaltspunkt gibt, daß sie für die Ernährung des Keimes in besonderer Weise wirksam sind. Sie bewirken im wesentlichen nur, daß der Keimling in die Tiefe des sich bildenden Endosperms hinabgesenkt wird. Vermutlich hat in diesen Fällen der junge Embryo die Fähigkeit, auf seiner ganzen Oberfläche die im Endosperm bereiteten Nährstoffe aufzunehmen. Diesen Versenkungssuspensoren, wie man sie nennen könnte, können wir als zweiten Haupttypus die Suspensorhaustorien gegenüberstellen, deren Bau für eine ernährungsphysiologische Wirksamkeit zugunsten des Keimlings spricht. Innerhalb der Suspensorhaustorien liegt es nahe, wieder zwei Gruppen je nach dem Objekt der haustoriellen Tätigkeit zu unterscheiden, nämlich 1. solche, die topographisch und funktionell mit dem Endosperm in Verbindung stehen, sie mögen als innere Suspensorhaustorien bezeichnet werden, da sie innerhalb des Bereiches des ursprünglichen weiblichen Gametophyten bleiben, und 2. solche, die mit Geweben außerhalb des Endosperms in Beziehung treten; sie mögen äußere Suspensorhaustorien genannt werden. Es ist begreiflich, daß die letzteren einen viel höheren Grad von Gliederung erreichen als die ersteren; auch sind sie zum Teil extraovulär¹⁾.

¹⁾ Zu den einer Aufklärung bedürftigen äußeren Suspensorhaustorien gehören die von JACOBSSON-STIASNY (1913) beschriebenen mikropylaren Haustorien bei *Sempervivum*-Arten. Das auffallende liegt darin, daß nach den Angaben der Autorin hier die Eizelle schon vor ihrer Teilung, bei manchen Arten sogar schon vor der Befruchtung in einen Fortsatz auswächst, der zwischen die Epidermiszellen des Nuzellus oder über diese hinaus

Nach unseren heutigen Kenntnissen können wir annehmen, daß eine stark haustorielle Ausbildung der Suspensoren ein abgeleitetes Verhalten darstellt. Denn wenigstens zum Teil hängt diese Ausbildung mit einer mangelhaften Entwicklung des Endosperms zusammen und diese ist sicher nicht primitiv. Ebenso dürfte das Fehlen eines Suspensors auf einer Reduktion, einem Verlust beruhen, also ebenfalls abgeleitet sein. Als Beispiele in letzterer Hinsicht mögen folgende Fälle angeführt werden: *Listera ovata*, *Epipactis palustris* und *latifolia*, *Cypripedium spectabile* (TREUB 1879), *Acacia retinosa* und *Farnesiana* (GUIGNARD 1881a; vgl. Abb. 58, Fig. 4—11), *Pistia stratiotes* (HEGELMAIER 1874, KUBIN 1878), *Tradescantia „myrtifolia“* (SUESSENGUTH 1919), *Tinnantia*, *Heteractia* (SOLMS-LAUBACH 1878), *Ceratophyllum demersum* (DE KLERCKER 1885, STRASBURGER 1902), *Borago officinalis*, *Lycopsis arvensis* (SVENSSON 1925); ein deutlicher Suspensor fehlt ferner den meisten Araceae, nur bei *Arisaema triphyllum* ist ein solcher vorhanden und geht hier nach PICKETT (1915) aus cb hervor. Es ist auffällig, daß dieses Verhalten zum Teil in Formenkreisen vorkommt, in denen auch eine sehr starke Suspensorentwicklung festgestellt ist, wie bei den Orchidaceae und Leguminosae (vgl. Abb. 56 und 58).

In der weitaus größten Zahl der Fälle ist der Suspensor ein kürzerer oder längerer Faden, der aus zylindrischen oder scheibenförmigen Zellen aufgebaut ist, ohne daß eine dieser Zellen in bezug auf ihren Inhalt eine auffallende Beschaffenheit zeigt. In manchen Fällen sehen wir den Suspensor aus mehreren Zellreihen aufgebaut, so bei *Loranthus* (TREUB 1883a, 1885), *Vitis* (BERLESE 1892), *Pirus communis* (PÉCHOUTRE 1902, OSTERWALDER 1910), *Amygdalus communis* (PÉCHOUTRE 1902), *Magnolia virginiana* (MANEVAL 1914), *Spergula*-Arten (GIBBS 1907, DAHLGREN 1916).

Zwischen diesen aus zwei oder mehr Zellreihen aufgebauten fadenförmigen Suspensoren und den säulenförmigen, kegelförmigen oder noch anders gestalteten massigen Suspensoren besteht keine scharfe Grenze. Ein bemerkenswertes Beispiel für diese Suspensorform liefert *Statice bahusiensis*, wo nach DAHLGREN (1916) ein kurzer, dicker, gegen das mikropylare Ende zu auffallend breiter Suspensor gebildet wird, der übrigens auch ziemlich lange persistiert.

Im allgemeinen zeigen die Zellen von solchen Suspensoren, welche keine besondere „haustorielle Differenzierung“ erkennen lassen, in ihrem Bau nur den einen Unterschied gegenüber den Zellen des eigentlichen Embryokörpers, daß die Suspensorzellen etwas größer sind und überhaupt mehr das Aussehen ausgewachsener Zellen haben als die mehr meristematischen Embryozellen. Bei *Vitis* (BERLESE 1892) enthalten die Suspensorzellen in jüngeren Stadien auffallend viel Stärke und diese nimmt während der Ausbildung des eigentlichen Embryos ab, der niemals Stärke enthält. Ähnliche Verhältnisse beschreibt auch HEGELMAIER (1878) bei *Helleborus foetidus*. In dem eigentlichen Embryo (sowie auch in dem

in das Gewebe der Integumente eindringt und sich hier ampullenförmig erweitert. Nach der Befruchtung verlängert sich die Eizelle immer mehr, „indem sich aus der blasenartigen Erweiterung rhizomartige, kernlose, reichlich Plasma führende Fortsätze zwischen die Zellen der Integumente einschieben“. Erst später erfolgt die erste Teilung am terminalen Ende der Eizelle. Vgl. auch die Angaben bei SOUÈGES (1925e, 1927a) über *Sedum acre*.

Endosperm) ist hier zu keiner Zeit Stärke zu finden. „Dagegen muß wohl ein gewisses Quantum dieser Verbindung durch den Keimträger dem Keim zugeführt werden, um in diesem sofort umgesetzt zu werden.“

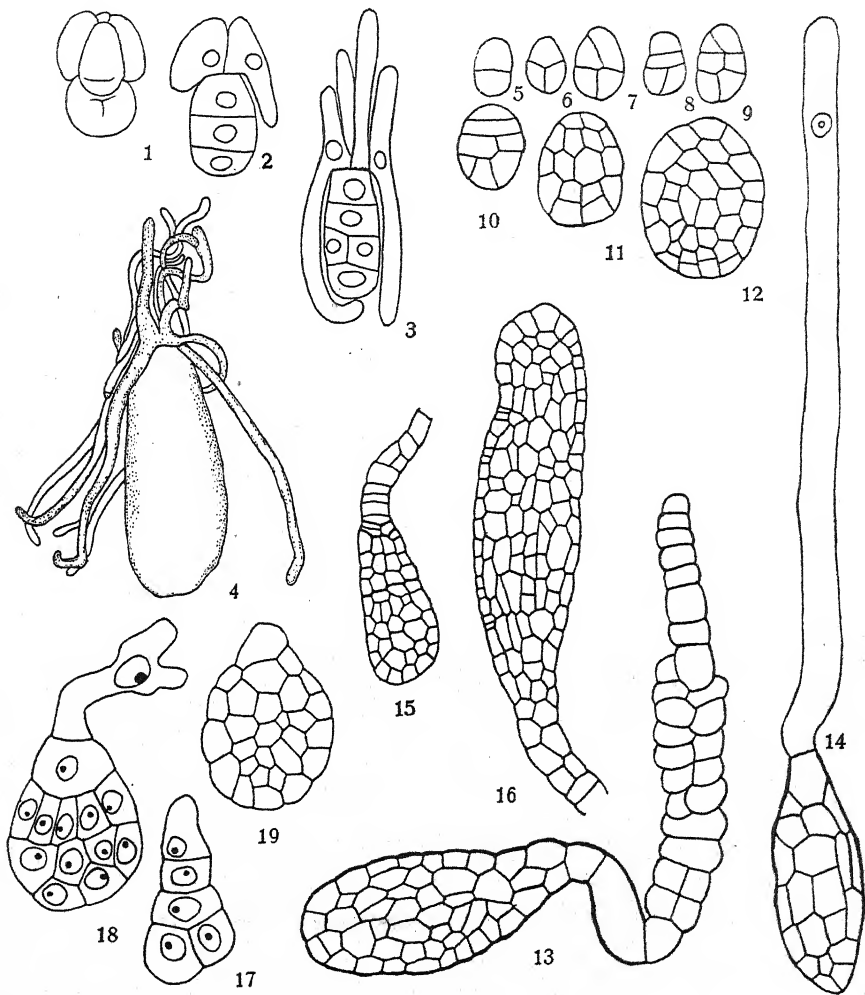


Abb. 56. Embryoentwicklung mehrerer Orchidaceae. Fig. 1—4. *Phalaenopsis grandiflora*. Fig. 1. Junger Embryokörper und über diesem vier Suspensorzellen. Fig. 2, 3. Längsschnitte durch etwas spätere Stadien; aus den vier Suspensorzellen wachsen nach oben und unten schlauchförmige Fortsätze. Fig. 4. Ziemlich großer Embryokörper mit den Suspensorfortsätzen. — Fig. 5—12. *Epipactis palustris*, verschiedene Entwicklungsstadien im optischen Längsschnitt; kein Suspensor vorhanden. — Fig. 13. *Epidendron ciliare*, Embryo mit großem Suspensor. — Fig. 14. *Goodyera discolor*, Embryo mit einzelligem Suspensor. — Fig. 15, 16. *Sobralia micrantha*, jüngerer und ausgebildeter Embryo. — Fig. 17—19. *Phajus grandiflorus*, verschiedene Embryostadien. — Fig. 1—16 nach TREUR, Fig. 17—19 nach SHARP. — Vergr.: Fig. 1, 2 475 fach, Fig. 3 390 fach, Fig. 4 162 fach, Fig. 5—12, 14—16 156 fach, Fig. 13 260 fach, Fig. 17 und 18 333 fach, Fig. 19 192 fach.

Der Formenreichtum, der sich in der Ausbildung der Suspensoren zeigt, wird aber in erster Linie durch solche Eigentümlichkeiten bedingt, welche an die Ausbildung der Endospermhaustorien erinnern.

Daß bei *Alisma*, *Sagittaria* und überhaupt unter den Helobiae eine basale Zelle vorhanden ist, welche sich durch besondere Mächtigkeit auszeichnet, wurde bereits früher erwähnt. Wahrscheinlich handelt es sich hier durchwegs um die primäre Basalzelle, welche sich sofort nach ihrer Bildung als einzelliges Suspensorhaustorium differenziert und an der Ausgestaltung des Embryos nicht den geringsten Anteil nimmt. Sie hat im Höhepunkte ihrer Entwicklung einen sehr großen, hypertrophischen Kern, der durch seinen Reichtum an färbbarer Substanz den mächtigen Kernen typischer Endospermhaustorien oder gewisser großer Antipoden nichts nachgibt. Von hierher gehörigen Beispielen seien genannt: *Limnocharis emarginata* (HALL 1902)¹⁾, *Ottelia lancifolia* (PALM 1915), *Enalasis acoroides* (SVEDELIUS 1904), *Triglochin maritimum* (SCHNARF 1925), *Zanichellia palustris* (WILLE 1882), *Najas flexilis* (CAMPBELL 1897), *Ruppia rostellata* (MURBECK 1902 b), *Ruppia maritima* (GRAVES 1908), *Potamogeton foliosus* (WIEGAND 1900), *Potamogeton lucens* (COOK 1908), *Potamogeton natans* (HOLFERTY 1901), *Zostera marina* (ROSENBERG 1901 a), *Aponogeton distachyus* (SERGUÉEVEFF 1907), *Helodea canadensis* (WYLIE 1904), *Vallisneria spiralis* (BURR 1903).

Eine gleichartige, mächtige Suspensorzelle wurde bereits früher (S. 412, vgl. auch Abb. 52, Fig. 1—13) für *Sagina procumbens* erwähnt. DAHLGREN (1916) fand dieselbe Erscheinung bei *Sagina maritima*, ferner bei *Melandrium affine* und *rubrum* und M. T. COOK (1903 b) bei *Agrostemma githago*. Nach PEROTTI (1913) kommt dasselbe bei *Stellaria media*, *Cerastium glomeratum*, *Lychnis dioica* und *Silene cucubalus* vor, während bei *Tunica prolifera*, *Gypsophila saxifraga* und *Saponaria officinalis* nicht nur die basale, sondern auch die anschließende Zelle stark vergrößert ist. COOK (1909 c) fand bei *Vaccaria vaccaria* die drei untersten Suspensorzellen vergrößert und TULASNE (1855) war es bereits bekannt, daß bei *Dianthus barbatus* und anderen die beiden mikropylaren Suspensorzellen groß und kugelförmig sind. Wir sehen somit, daß diese haustoriale Ausbildung einer bis mehrerer mikropylarer Zellen des Suspensors unter den Sileneae und Alsineae mindestens weit verbreitet ist. Bei *Sagina* wissen wir, daß diese Basalzelle schon bei der ersten Teilung angelegt wird, bei den anderen Arten ist die Entwicklung nicht bekannt. Vgl. ferner HOFMEISTER (1849, Fig. 24—29, 1858, S. 91).

Nicht unwesentlich für die Beurteilung der Funktion solcher Suspensoren ist deren Zellinhalt. In dieser Hinsicht ist der Befund PEROTTIS (1913) bemerkenswert, daß im Suspensor von *Stellaria media*, insbesondere in der basalen Zelle desselben stickstoffhaltiges Reservematerial in Form von Aleuronkörnern auftritt.

Unter den Phytolacaceae zeigt *Claytonia virginica* einen Suspensor, dessen Basalzelle außerordentlich mächtig vergrößert ist und einkernig

¹⁾ So bei typischer Ausbildung des Embryos. Doch kommt es auch vor, daß die Eizelle durch zahlreiche Teilungen ein „embryonic mass“ liefert, aus dem durch eine Art Sprossung mehrere junge Embryonen hervorwachsen, also dasselbe Verhalten, das bei *Erythronium americanum*, *Tulipa Gesneriana*, *Veratrum officinale* und *nigrum* beschrieben ist.

bleibt. Sie ist die basale Zelle eines Stadiums, wo drei Zellen übereinanderliegen, also vermutlich nichts anderes als cb. So nach der Darstellung bei WOODCOCK (1926; vgl. jedoch auch COOK 1903a).

Die Basalzelle cb des zweizelligen Proembryos von *Sedum acre* ist deshalb bemerkenswert, weil sie ohne sich zu teilen nach SOUÈGES (1925 e, 1927 a) aus dem Embryosack herauswächst und in der Mikropylarregion sehr auffallende Fortsätze ausbildet. Vgl. auch die Angaben über *Sempervivum* (JACOBSSON-STIASNY 1913).

Eine mächtige Suspensorzelle kommt ferner bei *Saxifraga* und verwandten Arten vor. Ihre Entwicklungsgeschichte ist nicht bekannt, vielleicht geht sie so wie bei *Sagittaria* oder *Sagina* aus der Zelle cb des zweizelligen Proembryostadiums direkt hervor (vgl. JUEL 1907, GÄUMANN 1919). Eine etwas kompliziertere Ausgestaltung erfährt der Suspensor bei *Chrysosplenium alternifolium*. Nach GÄUMANN, dessen Darstellung wir folgen (vgl. dagegen EICHINGER 1907) wird die Eizelle zunächst durch eine Querwand geteilt und cb, die öfters schon bei der Teilung etwas größer ist als ca, wächst stark heran und ihr Kern wird stark hypertrophisch. Unterdessen teilt sich ca durch eine Längswand. Von den beiden durch diese getrennten Zellen streckt sich die eine, welche in der Richtung der Embryosackachse liegt, in die Länge und liefert durch weitere Teilungen den eigentlichen Embryo, während die andere eine ähnliche Vergrößerung erfährt wie cb. Es entsteht so ein Suspensor, der an der Basis aus zwei großen Zellen besteht. Eine ähnliche Entwicklung hat GUIGNARD (1903a) bei *Hypocoum procumbens* beschrieben.

Daß die unterste Suspensorzelle besonders mächtig entwickelt ist, kommt überhaupt öfters vor. Erwähnt wurde diesbezüglich bereits *Capsella bursa pastoris* und LLOYD (1902, S. 18) schreibt der großen basalen Suspensorzelle dieser Pflanze eine ausgesprochen haustoriale Funktion zu: „I have found that the basal cell of *Capsella* actually pushes its way into the adjacent tissue of the inner integument in the same manner that the embryo sac itself, by its growth, in many cases encroaches upon the surrounding tissue.“ Von weiteren Fällen seien angeführt *Mesembryanthemum linguiformis* (HUBER 1924), *Atriplex hortensis* (COHEN 1914).

Der bemerkenswerteste Fall der Ausbildung der basalen Suspensorzelle ist in der Familie der Podostemonaceae bekannt. Bei *Dicraea elongata* entsteht aus der Eizelle zunächst ein aus vier übereinanderliegenden Zellen gebildeter Proembryo, dessen Endzelle durch eine Längswand geteilt wird und den Embryokörper bildet. Dieser ist zur Zeit der Samenreife deutlich in ein kurzes Hypokotyl und zwei mächtige Kotyledonen gegliedert (vgl. Abb. 57, Fig. 4, 5). Die basale Suspensorzelle wächst stark heran und nimmt die Stelle der degenerierenden Nuzelluskappe ein. Sie wird zweikernig und treibt seitliche Ausstülpungen. Diese zwängen sich in das Gewebe des äußeren Integumentes und des Funikulus hinein. „Sie verlaufen fast genau in der Längsrichtung der Samenanlage nach der Chalaza zu, so daß sie das ganze innere Integument umspinnen. Auf Mikrotomschnitten (Abb. 57, Fig. 4) lassen sich nur die Anfänge der Fortsätze erkennen. Bei vorsichtiger Präparation des Alkoholmaterials in konzentrierter wässriger Kalilauge gelingt es aber, die ganze Zelle frei zu bekommen. Sie hat quallenförmige Gestalt. Die Zahl der Arme schwankt zwischen acht und zehn.“ Diese Verhältnisse, deren

Kenntnis wir MAGNUS (1913) verdanken, dürften vielleicht in der Familie weiterverbreitet sein. WARMING (1882), der eine ziemlich eingehende Zellteilungsfolge der Embryobildung von *Mniopsis Weddelliana* lieferte, bildet unter anderem ein Stadium ab, wo bereits die Differenzierung der Kotyledonen aus der Embryokugel begonnen hat; die basale Suspensorzelle dieses Stadiums ist ziemlich groß und zeigt seitwärts Fortsätze, aus denen wohl ähnliche Ausstülpungen wie bei *Dicraea* hervorgehen dürften.

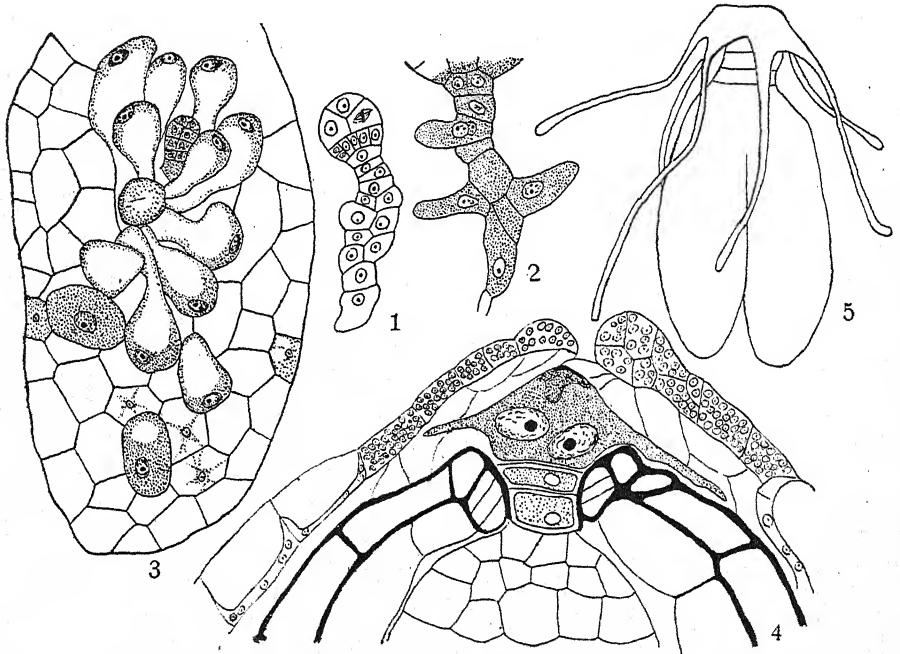


Abb. 57. Fig. 1, 2. *Callipeltis cucullaria*. Fig. 1. Embryokugel mit Suspensor. Fig. 2. Der an den Embryo grenzende Teil des Suspensors treibt haustoriale Auswüchse. — Fig. 3. *Asperula azurea*. Embryo, dessen Suspensor Fortsätze gebildet hat, die nach allen Richtungen in das Endosperm hineinwachsen. — Fig. 4 und 5. *Dicraea elongata*. Fig. 4. Längsschnitt durch den oberen Teil eines fast reifen Samens; vom Embryo ist der Suspensor zu sehen, der eine zweikernige, mit fadenförmigen Auswüchsen versehene Basalzelle besitzt. Fig. 5. Embryo isoliert, die quallenförmige Gestalt der Basalzelle des Suspensors zeigend. — Fig. 1—3 nach LLOYD, Fig. 4, 5 nach MAGNUS. — Fig. 1—3 stark vergr., Fig. 4 608 fach, Fig. 5 266 fach.

Die mächtige Entwicklung und weitgehende Gliederung der basalen Suspensorzelle von *Dicraea* ist geeignet, uns darauf aufmerksam zu machen, daß eine Art Vikariismus zwischen der Entwicklung des Suspensorhaustoriums und der des Endosperms besteht. Bei den Podostemonaceae ist die Ausbildung des Endosperms vollkommen unterdrückt. Es fehlt also derjenige Teil der reifenden Samenanlage, welcher gewöhnlich die Ernährung des heranwachsenden Keimlings übernimmt. Nur dadurch, daß der Suspensor mit Hilfe seiner langen Auswüchse die Nahrungstoffe dem äußeren Integument entzieht, ist es möglich, daß sich ein großer, vollkommen gegliederter Keimling ausbilden kann.

Die Leguminosae sind ein Beispiel dafür, daß innerhalb eines natürlichen Verwandtschaftskreises die denkbar größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildungsweise des Suspensors herrschen kann. Zunächst kommt es vor, daß wie bei den Mimosaceae (vgl. Abb. 58, Fig. 4—11) und einigen Hedysareae überhaupt kein Suspensor gebildet wird. Unter den Arten, die einen solchen besitzen, können wir mit GUIGNARD (1881a) folgende Formen der Ausbildung unterscheiden:

1. Suspensor rudimentär, drei- bis vierzellig: *Soja*, *Amphicarpaea*, *Trifolium* (über letztere Gattung vgl. auch MARTIN 1914).

2. Suspensor aus zwei Paaren, ungefähr kreuzweise übereinanderliegender Zellen gebildet, das mikropylare Paar langgestreckt, das andere kugelig gestaltet: *Vicieae* mit Ausnahme von *Cicer arietinum* (vgl. Abb. 58, Fig. 2; vgl. auch HEGELMAIER 1880b).

3. Suspensor aus einem Faden in variabler Zahl aneinandergereihter Zellen gebildet: *Ononis* (vgl. Abb. 58, Fig. 1 und 14—18).

4. Suspensor aus einer mehr oder weniger großen Zahl von Zellenpaaren gebildet, die entweder in derselben Ebene übereinanderliegen: *Lupinus*, oder in regelmäßiger Alternanz: *Cicer arietinum* (vgl. Abb. 58, Fig. 3).

5. Suspensor in Form eines verlängerten Zellkörpers; dessen Elemente sind entweder vom Embryo deutlich verschieden: *Medicago*, *Trigonella* u. a., oder sehr wenig verschieden: *Galega* (vgl. Abb. 58, Fig. 20—23), oder außerdem noch breit mit ihm verschmolzen: *Phaseolus* (Fig. 19) u. a.

6. Suspensor in Form eines eiförmigen oder rundlichen Zellkörpers, der im übrigen nach Form, Zahl, Verteilung und Inhalt der Zellen verschieden ist: *Cercis*, *Anthyllis* (Abb. 58, Fig. 12), *Cytisus* (Fig. 13).

Von verschiedenen Einzelheiten möge zunächst angeführt werden, daß eine Zelle, die als Hypophyse bezeichnet werden könnte, bei den Papilionaceae vielfach durchaus fehlt. Bei *Ononis*, *Cicer*, *Anthyllis* sehen wir, daß sich der Suspensor ohne Übergangszelle an den Embryo anschließt, bei *Ononis alopecuroides* sehen wir sogar, wie sich die erste Suspensorzelle in den Embryokörper hineinsenkt (Abb. 58, Fig. 18), manchmal sich teilt, aber dennoch keinen Anteil an der Bildung des eigentlichen Embryos hat. In anderen Fällen sehen wir einen allmählichen Übergang des Suspensors in den Embryo und da ist es sehr schwierig zu entscheiden, ob eine Hypophyse da ist oder nicht; so bei *Medicago*, *Phaseolus* oder *Cytisus* (GUIGNARD 1881a; vgl. M. M. BROWN 1917), *Melilotus* (YOUNG 1905, *Arachis hypogaea* (REED 1924).

Bemerkenswert ist ferner die Vielkernigkeit der Suspensorzellen der *Vicieae*, eine Eigentümlichkeit, in der GUIGNARD (1880a, 1880b, 1881a) den Ausdruck einer ernährungsphysiologischen Funktion sieht. HEGELMAIER (1880b), dessen Befunde sich mit denen GUIGNARDS im großen und ganzen decken und sie teilweise ergänzen, fand in den Zellen des dem Embryo anliegenden Paares der Suspensorzellen bei großblütigen Arten je 20—30, bei *Lens esculenta* 12—16, bei *Vicia tenuifolia* 8 und bei *Nissolia* 4 Kerne, in den Zellen des mikropylaren Paares jedoch bedeutend mehr Kerne. Von ganz besonderem Interesse und für die Beurteilung der Funktion außerordentlich wichtig sind aber die Angaben HEGELMAIERS über die Membran dieser Suspensorzellen. Diese ist nämlich sehr weich und zerreilich und vielleicht nur eine Plasmahaut,

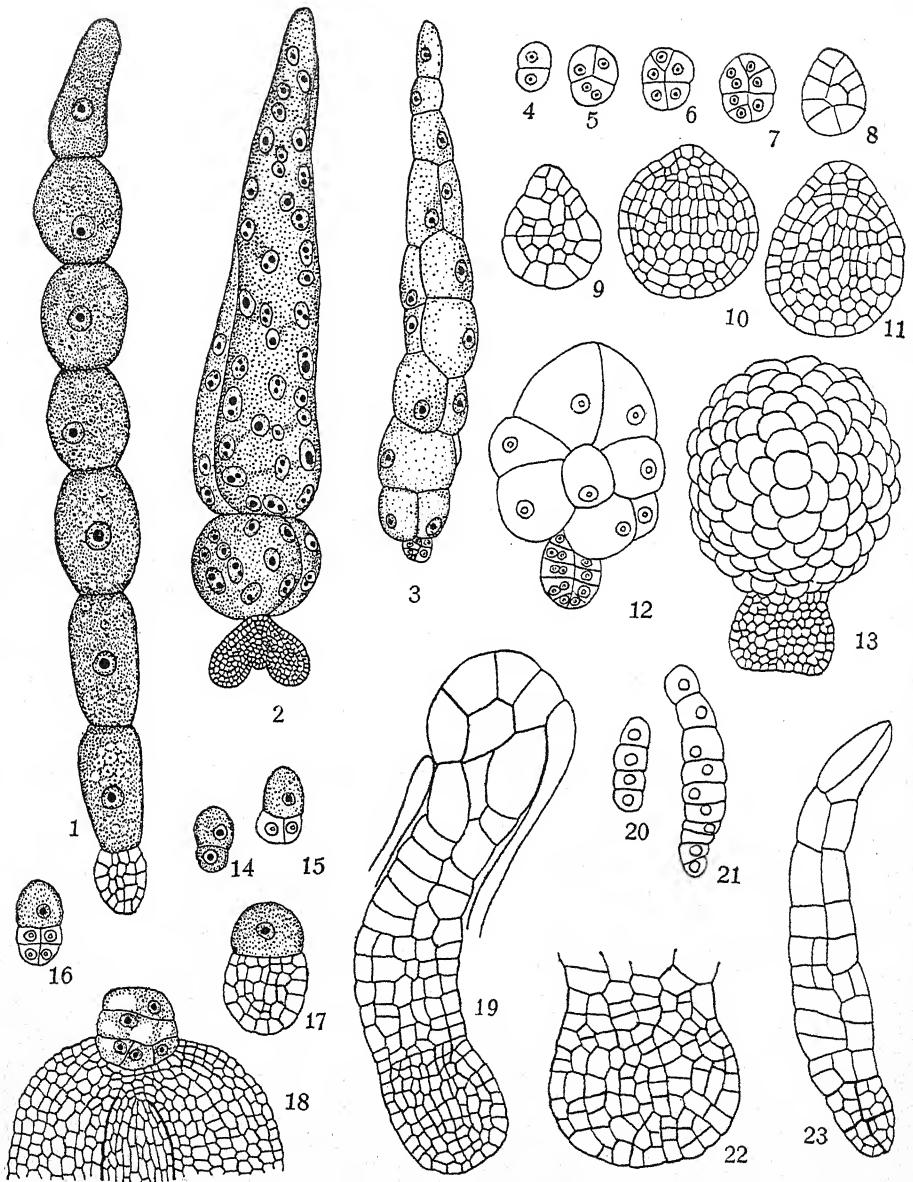


Abb. 58. Embryostadien der Leguminosae, die variable Ausbildung des Suspensors zeigend. Fig. 1. *Ononis fruticosa*. — Fig. 2. *Orobis angustifolius*. — Fig. 3. *Cicer arietinum*. — Fig. 4—10. Verschiedene Stadien von *Acacia retinosa*. — Fig. 11. *Acacia farnesiana*. — Fig. 12. *Anthyllis tetraphylla*. — Fig. 13. *Cytisus laburnum*. — Fig. 14 bis 18. Mehrere Stadien von *Ononis alopecuroides*. — Fig. 19. *Phaseolus multiflorus*. — Fig. 20—23. Mehrere Stadien von *Ononis alopecuroides*. — Nach GUIGNARD. — Vergr.: Fig. 1, 19 245 fach, Fig. 2 123 fach, Fig. 3, 14—18 144 fach, Fig. 4—10 275 fach, Fig. 11, 12 216 fach, Fig. 13 108 fach, Fig. 20—23 303 fach.

da man an ihr keine Zellulose nachweisen kann. HEGELMAIER lieferte auch einige Angaben über die Ontogenie des Vicieen-Suspensors. Nach diesen entsteht das mikropylare Zellenpaar desselben aus *cb*, das embryonale aus der basalen Tochterzelle, die durch die erste unter Bildung einer Querwand verlaufende Teilung aus *ca* entsteht.

Besonders beachtenswert ist ferner der außer von GUIGNARD (1881a, 1881d) auch von HEGELMAIER (1880a) und STRASBURGER (1880a) untersuchte Suspensor von *Lupinus*. Dieser ist aus Zellenpaaren aufgebaut, streckt sich im Laufe der Entwicklung sehr bedeutend und zerfällt schließlich, so daß im Embryosacke außer Endospermkernen und einem nicht mit der Mikropyle verbundenen Embryo freie Zellen zu finden sind, deren Entstehung älteren Autoren rätselhaft blieb. *Lupinus luteus* weicht nach STRASBURGER insofern von anderen Arten ab, als seine Suspensorzellen kleiner sind und untereinander verbunden bleiben, ferner enthalten sie Chlorophyll.

Ebenso große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Suspensors wie bei den Leguminosae finden wir bei den Orchidaceae wieder. Zunächst gibt es auch hier wieder einzelne Arten, bei denen überhaupt kein Suspensor entwickelt wird (vgl. S. 430). Die im Embryosacke enthaltenen Stoffe genügen augenscheinlich, die kleinen, völlig ungegliederten Embryonen zu erzeugen. Viel häufiger treten fadenförmige Suspensoren auf, die aus einer Zellreihe bestehen, wie bei *Orchis*- und *Ophrys*-Arten (DUMÉE 1910, STRASBURGER 1877 u. a.), *Gymnadenia* (STRASBURGER 1879a, WARD 1880a), *Himantoglossum* (K. HEUSSER 1915), *Platanthera* (AFZELIUS 1922), *Chamaeorchis* (DUMÉE 1910) usw. Bei *Epidendron ciliare* teilen sich einzelne Zellen des Suspensors durch Längswände (TREUB 1879; vgl. Abb. 56, Fig. 13). Eine einzige, zu einem langen Faden ausgezogene Suspensorzelle ist bei *Goodyera discolor* (TREUB 1879; Abb. 56, Fig. 14) vorhanden; sie verlängert sich weit in die Mikropyle hinein, ohne jedoch aus ihr herauszuwachsen. Vielfach liegen aber in dieser Familie Beobachtungen vor, daß der Suspensor aus der Mikropyle herausragt und zu einem extraovulären Haustorium wird. So legt sich nach K. HEUSSER (1915) der aus der Mikropyle ragende Suspensor von *Himantoglossum hircinum* der Plazenta an. Ein Eindringen in diese beschreibt SHARP (1912) bei *Phajus grandiflorus* und *Corallorrhiza innata* und ähnliches gibt LEAVITT (1901) für *Corallorrhiza multiflora* an. Bei *Peristylus grandis* wächst nach TREUB (1883b) der aus mehreren, z. T. langgestreckten Zellen bestehende Suspensor aus dem Exostom heraus und sein Ende verzweigt sich wurzelartig. In ähnlicher Weise verhalten sich nach TREUB (1879) *Herminium monorchis* und *Serapias lingua*. Bei ersterer Art zeigen diejenigen Zellen, welche nach dem Strecken des Suspensors außerhalb des Exostoms zu liegen kommen, eine sehr bedeutende Verbreiterung. Aus diesen vergrößerten Zellen wachsen zahlreiche fadenförmige Fortsätze hervor und die aus den verschiedenen Samenanlagen hervorsprossenden Fortsätze bilden in ihrer Gesamtheit „un reseau inextricable de filaments, se glissant, entre et contre les funicules et rompant sur les placenta“. Bei *Phalaenopsis grandiflora* tritt ein andersartiger Suspensortypus auf (vgl. Abb. 56, Fig. 1—4). Nach TREUB (1879) teilt sich die basale Zelle des zweizelligen Proembryos durch zwei meridionale Wände in vier Zellen, die sich weiter teilen, und deren Tochterzellen wachsen zu Fäden aus, welche teilweise

gegen die Chalaza zu wachsen und den in diesem Falle ziemlich mächtigen Embryokörper umspinnen, teilweise einen gegen die Mikropyle zu gerichteten Schopf bilden. Ähnliches nach TREUB auch bei anderen *Phalaenopsis*-Arten und bei *Vanda tricolor* und nach LEAVITT (1901) bei *Habenaria tridentata* und *blephariglottis*. Auch bei *Stanhopea oculata* entstehen nach TREUB (1879) aus der Basalzelle eine Anzahl Schläuche, aber von anderem Aussehen. Diese wenigen Beispiele dürften immerhin genügen, um die Mannigfaltigkeit der Suspensorverhältnisse in dieser Familie zu beleuchten. Daß dem Suspensor hier die Bedeutung zukommt, das reduzierte Endosperm bis zu einem gewissen Grade zu ersetzen und dem Embryo Nährstoffe, sei es aus Teilen des Ovulums, sei es aus Geweben außerhalb desselben, zuzuführen, erscheint nicht nur durch den Vergleich mit anderen Familien wahrscheinlich, sondern geht auch aus gewissen Besonderheiten im Bau der Suspensorzellen hervor, auf welche TREUB (1879, S. 16) aufmerksam gemacht hat. Während der Körper des eigentlichen Embryos bald von einer ziemlich dicken Kutikula bedeckt erscheint, ist auf den Außenwänden des Suspendors nur eine schwache oder gar keine Kutikula vorhanden. Der eigentliche Embryo ist somit kaum oder überhaupt nicht imstande, durch seine Oberfläche gelöste Nährstoffe aufzunehmen, wogegen der Suspensor solche aufnehmen kann. Durch Behandlung frischer Schnitte mit Osmiumsäure gelang es ferner TREUB Fettröpfchen in der Plazenta, im Funikulus und in den Zellen des Suspendors zu schwärzen, während vom Embryo, dessen Zellen ebenfalls Fettröpfchen enthalten, nur diejenige Partie geschwärzt wurde, die in der Nähe des Suspendors lag. TREUB zieht aus diesen Beobachtungen den Schluß, daß die Aufnahme der zum Aufbau des Embryos notwendigen Stoffe nur durch den Suspensor erfolgen kann.

In der Familie der Rubiaceae zeigen, wie schon HOFMEISTER (1858, S. 121) beobachtet und HEGELMAIER (1886) bestätigt hat, *Asperula*- und *Galium*-Arten eine bemerkenswerte Ausbildung des Suspendors. Dieser ist zunächst ein einfacher Zellfaden, später bekommen die Zellen seines mikropylaren Abschnittes Auswüchse, welche zwischen die Endospermzellen hineinwachsen und kugelig oder keulenförmig anschwellen. Diese Oberflächenvergrößerung, welche HOFMEISTER zum Vergleich mit einer Weintraube anregt, wurde von LLOYD (1902) auch bei *Vaillantia hispida*, *Callipeltis cucullaria*, *Sherardia arvensis*, *Rubia tinctorum* festgestellt, dagegen fehlt sie bei *Spermacoce*, *Diodia*, *Richardsonia* und *Houstonia*. LLOYD betrachtet diese Suspendoren der Galieae als ein Haustorium in vollem Sinne dieses Wortes: „The function of the suspensor in these forms is . . . not alone to bring the embryo into favorable position to the food supply in a mechanical sense, but to act as a temporary embryonic root.“ Vgl. auch die Darstellung und die Abbildungen bei SOUÈGES (1925 c) über *Sherardia arvensis* und Abb. 57, Fig. 1—3.

Eine ähnliche Variabilität wie die Leguminosae und Orchidaceae hinsichtlich der Ausbildung des Suspendors zeigt auch die Familie der Papaveraceae. Bei *Hypercium procumbens* sind die Verhältnisse Gegenstand verschiedener Auffassung. Wenn wir der Darstellung HEGELMAIERS (1878, S. 42 ff.) folgen, entsteht hier aus der Eizelle durch Zellteilungen, deren Folge nicht genau bekannt ist, ein aus sechs bis sieben hintereinanderliegenden scheibenförmigen Zellen

gebildeter Faden. In mehreren dieser Scheiben entstehen durch kreuzweise gestellte Längswände Quadranten, in den breitesten zuerst. Der eigentliche Embryo geht mindestens aus den drei, wahrscheinlich öfter aus den vier ersten Segmenten hervor, während die übrigen den Suspensor bilden. Hand in Hand mit den ersten Teilungen der Eizelle findet aber auch eine bemerkenswerte Ausbildung der Synergiden statt. Diese wachsen zur Zeit, da sich die Eizelle teilt, zu großen birnförmigen Blasen heran und diesen erscheint dann das junge Embryonalstadium angehängt. Nach GUIGNARD (1903a) ist diese Darstellung falsch. Die Synergiden gingen zugrunde und die beiden großen Zellen, die HEGELMAIER dafür gehalten hat, seien zwei mächtige Suspensorzellen. Durch die Untersuchungen von HUSS (1906, S. 134f.) erscheint jedoch diese Streitfrage im wesentlichen zugunsten HEGELMAIERS entschieden. Danach sind die Synergiden anfangs klein und wachsen nach der Befruchtung, gleichzeitig mit der Entstehung der ersten Endospermkerne zu mächtigen plasmareichen Blasen mit hypertrophierenden Zellkernen heran. Beweiskräftig für die Synergidenatur dieser Zellen erscheint uns insbesondere der Umstand, daß es HUSS gelang, ein mehrzelliges Embryonalstadium zu sehen, welches sicher zwischen den Ansatzstellen der bereits mächtig angeschwollenen Synergiden an der Wand des Embryosackes angeheftet war. Diese Klarstellung durch HUSS erscheint in keiner Weise befremdlich, weil uns auch sonst einige Fälle bekannt sind, wo Synergiden eine auffallende Vergrößerung und hypertrophische Ausbildung erfahren. Wir werden also *Hypocoum* ebenso einen einfachen fadenförmigen Suspensor zuschreiben, wie er von HEGELMAIER bei *Eschscholtzia crocea*, *Chelidonium majus*, *Bocconia cordata* und *Glaucium luteum* gesehen wurde.

Unter den Fumarioideae gibt es neben den früher besprochenen *Corydalis*-Arten, welche im abfallenden Samen vollkommen ungegliederte Embryonen enthalten, solche Arten, die außerordentlich mächtige Suspensorbildungen aufweisen. Bei *Corydalis ochroleuca* entsteht aus der Eizelle nach HEGELMAIER (1878, S. 99) ein vierzelliges Fadenstück, dessen Endzelle sich so verhält, wie die Eizelle der meisten Papaveraceae, nämlich Embryo und einen fadenförmigen Suspensor entwickelt. Diese Endzelle des vierzelligen Stadiums nennt HEGELMAIER „Vorkeim-anfangszelle“, während die drei anderen zum „Vorkeimträger“ werden. Diese drei Vorkeimträgerzellen teilen sich nicht, sie strecken sich aber gewaltig und werden mehrkernig. Den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen sie zu einer Zeit, wo die Vorkeim-anfangszelle die ersten Teilungen erfahren hat. Zu dieser Zeit sind sie länger als der Embryosack und müssen sich daher in Schlingen legen. Dagegen erfolgt nach HEGELMAIER um die Zeit, wo im Vorkeim Längswände entstehen, eine rasche und beträchtliche Verkürzung, so daß der Vorkeim wieder in die Gegend der Mikropyle zurückgezogen wird, wo er vom Endosperm umschlossen wird. Ganz anderes Aussehen hat der von HEGELMAIER (1878, S. 120) beschriebene Suspensor von *Fumaria Vaillantii*. Er geht aus der Zelle ab des zweizelligen Proembryos hervor und wird durch Teilung in verschiedenen Richtungen zu einem vielzelligen, ungewöhnlich massigen Gebilde.

Eine der merkwürdigsten Suspensorbildungen, die wir überhaupt kennen, hat TISON (1919) an *Trapa natans* näher beschrieben. Ein bestimmtes jüngerer Embryonalstadium zeigt eine keulenförmige Gestalt.

Es besteht am mikropylaren Ende aus einer einzigen großen Zelle; an diese schließt eine Zone, die zweireihig, dann dreireihig ist, während gegen das terminale Ende zu, das augenscheinlich den Embryo liefert, vier oder mehr Zellreihen zu sehen sind. Eine scharfe Abgrenzung zwischen Embryo und Suspensor ist in diesem Stadium noch nicht vorhanden, sie wird erst im folgenden deutlich, wo ein kragenförmiger Wulst die Basis des Embryokörpers umgibt. Eine Partie dieses Kragens zeigt nun, während der Embryo stärker heranwächst, stärkeres Wachstum und wird zu einem zungenförmigen Fortsatz („languette suçoir“), dessen Ende sich dem untersten Teile des Embryosackes, wo das Gefäßbündel des Ovulums endigt, anlegt. TISON betrachtet diese Bildung als ein Haustorium, welches an Stelle des reduzierten Endosperms die Ernährung des Embryos übernimmt. Anfangs wachsen Suspensor und Embryo auf Kosten des Nuzellargewebes, welches allmählich reduziert wird. „Avant même la complète resorption du nucelle, apparaît, à la base du suspenseur la languette suçoir dont la point se met en relation avec le talon nucellaire, c'est à dire, s'installe au voisinage de la chalaze, lieu de l'épanouissement du faisceau ovulaire. Il est logique de penser qu'une partie des éléments nutritifs, apportés par le dit faisceau, passe dans l'embryon par l'intermédiaire du talon nucellaire, de la languette suçoir et du suspenseur. Ces éléments nutritifs doivent contribuer, sinon exclusivement, du moins pour une bonne part à l'accroissement de l'embryon.“ In einem späteren Stadium ist diese languette suçoir wieder verschwunden. Epithelzellen an der Spitze derselben sollen nach dem Autor frei werden und von ihnen gewisse große hypertrophierte Kerne stammen, die auch jetzt noch nutritiv tätig sein sollen. Die Herkunft dieser Kerne darf wohl als zweifelhaft bezeichnet werden.

Eine ausgedehnte Literatur hat sich ferner mit dem sehr auffallenden Suspensor von *Tropaeolum* beschäftigt. HEGELMAIER (1878), der die ersten Teilungen der Eizelle genauer verfolgt hat, gibt an, daß diese zumeist durch eine Querwand geteilt wird. cb eilt dann in der Entwicklung zunächst ca voraus und liefert einen aus mehreren Zellreihen gebildeten zylindrischen Zellkörper, aus welchem später zwei lange Fortsätze herauswachsen. Der eine von diesen durchbohrt das äußere Integument (das innere ist in diesem Stadium in der in Betracht kommenden Partie der Samenanlage bereits verschwunden) und wächst auf der Außenseite der Samenanlage hinab. Der andere Fortsatz dringt durch den Funikulus in die Plazenta hinein und wächst in dieser in einen schon vorgebildeten Spalt hinab. Aus der bei der ersten Teilung gebildeten Zelle ca geht ein mehrzelliger Faden hervor, welcher die an seinem apikalen Ende sich ausbildende Embryokugel in die Mitte des Embryosackes hinabsenkt. Diese von verschiedenen Autoren, insbesondere von SCHACHT (1850), DICKSON (1876), HEGELMAIER (1878), KAYSER (1893), BRUNOTTE (1900), LEIDICKE (1903) u. a. festgestellten Verhältnisse stehen zweifellos im innigsten Zusammenhang mit der Ernährung des Embryos, wenn auch im einzelnen dem Verständnis gewisse Schwierigkeiten entgegenstehen. Der äußere, in dem Raume zwischen Ovulum und Fruchtwand hinabkriechende Fortsatz ist kaum geeignet, wesentlich zur Ernährung beizutragen, da er keine zur Aussaugung besonders geeigneten Gewebe antrifft. HEGELMAIER sieht auch seine Bedeutung mehr darin, daß er gemeinsam mit dem plazentaren Fortsatz den Keimling

in der weiten Embryosackhöhle gewissermaßen fixiert. Dagegen ist die Funktion des plazentaren Fortsatzes für die Ernährung des Embryos ziemlich klar. Dieser wächst in nährstoffreiche Teile hinab und seine Endzellen sind nach WOJCICKI (1907a) mit Zellen ausgestattet, die sich durch Plasmareichtum und große hypertrophierte Kerne auszeichnen. Mit dieser Annahme, welche die Bedeutung des Suspensors für die Ernährung betont, steht die Tatsache im Einklang, daß bei *Tropaeolum* das Endosperm nur eine schwache Entwicklung erfährt.

Ein sehr kräftiges Suspensorhaustorium ist schließlich nach PALM (1915) bei *Hydrostachys* vorhanden. Dieses bricht aus dem mikropylaren Teile hervor und sendet äußerst kräftige Ausläufer in die angrenzenden Partien des Integumentes und vielleicht auch des Funikulus. Ursprünglich eine Zelle mit zahlreichen Kernen (16—20), entstehen später in ihm Kammern von ziemlich unregelmäßiger Form, die nicht durch normale Zellteilungen, sondern durch Zelluloseabscheidungen, ähnlich wie die Zellulosebalken in den Endospermhaustorien mancher *Scrophulariaceae*, gebildet werden.

F. Abnorme Fortpflanzungserscheinungen

1. Über die Störungen der sexuellen Fortpflanzung bei Bastarden und Sterilitäterscheinungen ähnlicher Art

Die Erscheinungen, die sich bei der Entwicklung der Gametophyten hybrider Pflanzen abspielen, sind in verschiedener Hinsicht von Bedeutung geworden. Die älteste Fragestellung, welche zur Untersuchung dieser Erscheinungen veranlaßte, war wohl die, die anatomischen Veränderungen, die mit der Sterilität der Bastarde verknüpft sind, genauer kennen zu lernen und ihre Ursache zu erforschen. Diese Forschungsrichtung erhielt insbesondere dadurch besondere Bedeutung, als die Vererbungswissenschaft eine zytologische Erforschung der Reduktionserscheinungen bei Bastarden verlangte. Eine zweite Gruppe von Fragen wird von der Systematik gestellt, die insbesondere eine Aufklärung darüber verlangt, inwieweit die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung geeignet ist zu entscheiden, ob eine bestimmte Pflanze hybrider Entstehung ist oder nicht. Beiderlei Fragestellungen haben bis heute zu einigen wichtigen Ergebnissen geführt, deren Darstellung Aufgabe der folgenden Ausführungen ist. Diese werden ziemlich kurz sein können, da TISCHLER (1925) in einem Sammelreferat den heutigen Stand unserer Kenntnisse in dieser Hinsicht zusammengefaßt hat. —

Bei der größeren Zahl der Bastarde erfolgt ohne Zweifel ein vollkommen normaler Ablauf der Kern- und Zellteilungen bei der Bildung des männlichen und weiblichen Gametophyten, der Befruchtung, der Embryo- und der Endosperm bildung. Diese vollkommen fertilen Bastarde kommen in diesem Zusammenhange überhaupt nicht in Betracht. Hier handelt es sich nur um solche Erscheinungen, die auf eine schädigende Wirkung des Spermakernes auf die Eizelle, auf ein Nichtzusammenpassen der Gameten und ähnliches zurückzuführen sind. Schon GÄRTNER (1844) spricht von einer

Fructificatio nociva und meint damit solche Fälle, wo Griffel und Fruchtknoten vom fremden Pollen wie von einem Gifte geschädigt werden. Unter anderem kennt er ferner eine Fructificatio erronea, durch die ein Same entsteht, der wohl einen Embryo enthält, aber nicht keimfähig ist. Es kommt jedoch auch vielfach zur Bildung eines normalen keimfähigen Samens, aus welchem eine Pflanze hervorgeht, die erst in späteren Stadien, insbesondere bei der Bildung ihrer Fortpflanzungsorgane die Disharmonie der Gameten, die sie erzeugten, zu erkennen gibt.

Im folgenden wollen wir zunächst einige solche Fälle kurz besprechen, wo eine Fructificatio erronea im Sinne GÄRTNERS Embryonen erzeugt, die schon während ihres intraovulären Lebens Entwicklungsstörungen zeigen. Es tritt dabei die Erscheinung zutage, daß die reziprok vorgenommenen Kreuzungen verschiedenes Verhalten aufweisen können und daß die Störungen nicht einheitlicher Natur sind. So stellte RENNER (1914) fest, daß nach Bestäubung einer *Oenothera biennis*-Blüte mit *muricata*-Pollen normale doppelte Befruchtung und normale Entwicklung einer in diesem Falle patroklinen Bastardpflanze stattfindet. Bei der reziproken Bestäubung zeigte sich zunächst, daß zur Zeit, da die ziemlich normal aussehenden Embryonen drei- bis vierzellig sind, die Endosperm-bildung noch weit zurückgeblieben war. Die Zahl der Endospermkerne betrug höchstens vier, oft nur zwei oder der primäre Endospermkern war überhaupt noch ungeteilt. Die wenigen Endospermkerne waren größer als normale und besaßen sehr große blasige Vakuolen. In älteren Samenanlagen war die Testa normal entwickelt, vom Endosperm waren nur kümmerliche Reste vorhanden und die Embryonen zu unregelmäßigen wenigzelligen Körpern herangewachsen. In noch älteren Stadien waren die Nuzelluszellen beträchtlich herangewachsen¹⁾. Diese Unregelmäßigkeiten erklärt RENNER durch eine „Unverträglichkeit zwischen den Embryosäcken der *Oe. muricata* und den Spermakernen der *Oe. biennis* und diese Unverträglichkeit muß wohl genotypisch bedingt sein“. Die Kreuzung *biennis* ♀ × *Lamarckiana* ♂ verursachte keine krankhaften Erscheinungen im Embryosack nach der normal durchgeführten doppelten Befruchtung. Aber die entgegengesetzte Kreuzung hatte zum Teil normale, zum Teil in derselben Weise gestörte Entwicklung zur Folge, wie nach der Bestäubung von *muricata* mit *biennis*-Pollen auftrat.

Die von MICHAELIS (1925) an *Epilobium* vorgenommene Untersuchung der Bastardbildung hatte den Zweck, klarzustellen, warum zwischen sect. *Chamaenerium* und sect. *Lysimachion* keine Bastardpflanzen erzielt werden. Untersucht wurden die beiderlei Verbindungen *hirsutum* × *angustifolium* und *montanum* × *Dodonei*. In allen Fällen schien normale Befruchtung stattzufinden. War *Lysimachion* Mutter, degenerierte der Embryo in wenigzelligen Stadien. Wenn dagegen *Chamaenerion* Mutter war, wuchsen die Embryonen entweder normal heran oder degenerierten frühzeitig, doch waren auch im ersten Falle die Embryonen nicht lebensfähig; denn die Samen keimten nicht. Namentlich bei der Bestäubung von einer Blüte der sect. *Lysimachion* mit Pollen von sect. *Chamaenerion* traten zahlreiche Unregelmäßigkeiten auf. Die Bastardembryonen waren schon nach den ersten Teilungen

¹⁾ Es liegt nahe, darin an die Entwicklungsanregung durch Nekrohormone im Sinne HABERLANDTS zu denken.

unregelmäßig, zum Teil unterblieb nach den Kernteilungen die Wandbildung, ihre Zellen waren plasmaarm und ihre Kerne wenig färbbar. Die Endospermkerne traten in nur geringer Zahl auf, waren stark vergrößert und schwach färbbar. In solchen Stadien kam es zu starkem Wachstum einzelner Nuzelluszellen, die sich in den Embryosack vorwölbten. In ihnen konnten Zellteilungen eintreten und sie erinnerten dann an die Adventivembryonen, wie sie HABERLANDT (1921a) an *Oenothera* durch Verletzung erzeugt hatte. „Doch kann von Adventivembryonen kaum die Rede sein, wie schon TISCHLER (1913) auseinandersetzte, der ganz analoge Fälle an parthenokarpen Früchten bei *Ananassa* beobachtete.“

In diesem Zusammenhang muß auch auf die tauben Samen gewisser *Oenothera*-Arten (*Oe. biennis*, *Lamarckiana*, *suaveolens*) aufmerksam gemacht werden, die junge Embryonen enthalten, die frühzeitig degenerieren. Nach den Untersuchungen RENNERS sind diese *Oenotheren* komplex-heterozygotisch, d. h. sie erzeugen zwei wesentlich verschiedene Arten von Keimzellen, die sich durch verschiedene festgekoppelte Erbfaktoren unterscheiden. Bei der Vereinigung dieser Keimzellen in der Befruchtung entstehen entweder Homozygoten oder Heterozygoten. Nur die letzteren sind lebensfähig, die ersteren nur als Embryonen in den tauben Samenanlagen nachweisbar. In neuester Zeit hat es nun HIORTH (1926) unternommen, bei diesen komplex-heterozygotischen *Oenothera*-Arten zu prüfen, ob sich die Anschauungen RENNERS tatsächlich durch die Untersuchung der nach der Befruchtung entstehenden Samen verifizieren lassen, und die diesbezüglichen Beobachtungen RENNERS zu ergänzen. Dieser hatte nämlich (RENNER 1914) gefunden, daß *Oenothera Lamarckiana* ungefähr die Hälfte lebensfähiger Samen und die Hälfte tauber Samen erzeugt, von denen der eine Teil einen kleinen kugeligen, der andere einen winzigen, wenigzelligen Embryo enthielt. Also eine den theoretischen Forderungen entsprechende Beschaffenheit der Samen, denn nach diesen müssen etwa 50% letale homozygotische Kombinationen entstehen und diese wieder zwei verschiedenen Gruppen angehören. HIORTH gelang es nun tatsächlich, die zwei Arten der letalen Homozygoten mit den entsprechenden tauben Samen bei *Oe. Lamarckiana* zu identifizieren, ferner an einer Reihe von Arten und Bastarden festzustellen, auf welchem embryologischen Stadium die Einstellung des Wachstums erfolgt und welche Veränderungen in der Endosperm- und Samenentwicklung dabei auftraten. Er fand in seinem Materiale auch Samen ohne Embryo, aber mit Endosperm, welche fast die normale Größe erreichten, und Embryonen, welche nicht von Endosperm begleitet waren (vgl. auch S. 352).

Von Interesse sind in diesem Zusammenhange auch die Beobachtungen SAWYERS (1925), der die Folgen der Bestäubung von *Iris pseudoacorus* mit Pollen von *versicolor* mit den Wirkungen der Selbstbestäubung verglich. In der Eizelle tritt Verschmelzung mit dem fremden Spermakern ein und es wird Endosperm gebildet. Die Bastardzygote kann vor der ersten Teilung oder in einem späteren Stadium absterben. Bemerkenswert ist, daß sich der Bastardembryo anfangs schneller entwickelt als der Selbstembryo; dann kann bei beiden die Entwicklung gleich schnell vor sich gehen, aber bald wächst der Selbstembryo schneller. Schließlich stirbt der Bastardembryo ab. Das zugehörige Endosperm ist

nach sechs Wochen ein kontrahierter Strang oder ein markartiges, inhaltsloses Gewebe, während das von eigenem Pollen erzeugte wohlentwickelt und inhaltsreich ist. —

Im Gegensatz zu den Erscheinungen, welche sich bei der Entstehung der Bastardpflanze und während des intraovulären Lebens derselben abspielen, sind die Beobachtungen, zu welchen die völlig entwickelte, selbständige Bastardpflanze Anlaß gibt, außerordentlich häufig zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden. Die uns hier einzig und allein interessierenden Besonderheiten der Bastarde im Bereiche der sexuellen Sphäre betreffen sowohl den männlichen als auch den weiblichen Gametophyten. Wie nämlich zuerst GUIGNARD (1886 c, d) erkannt hat, zeigt oft auch der weibliche Gametophyt ähnliche Störungen in seiner Entwicklung wie der männliche. Seine Ansicht, daß der letztere deutlich stärker geschädigt werde als der erstere, trifft wohl nicht zu und dürfte wohl nur auf der technisch leichteren Feststellung der Pollendegeneration beruhen.

Das am meisten gestörte Verhalten einer Bastardpflanze müssen wir wohl darin erblicken, daß die Bildung von Blüten überhaupt unterdrückt ist, wie bei dem bekannten Bastard *Berberis vulgaris* \times *Mahonia aquifolium*. In anderen Fällen kommt es zur Ausbildung von Blüten, die mehr oder weniger Neigung zum Vegetativwerden zeigen. Das Extrem dieser Tendenz, die Vergrünung, interessiert uns hier nicht. Als Beispiel eines Bastardes, bei welchem eben noch die sexuelle Funktion der Blüte angedeutet ist, kann *Viola Haynaldi* (*ambigua* \times *cyanea*) angeführt werden. Diese schon von FOCKE als völlig steriler Bastard bezeichnete Pflanze hat zum Teil völlig leere Fruchtknoten, zum Teil treten in diesen in auffallend geringer Zahl oft verbildete Samenanlagen auf, die gar keine sporogenen Zellen enthalten oder nur die Anfänge einer Embryosackbildung zeigen. Auch die Staubgefäße dieses Bastardes bringen es nicht zur Ausbildung von Pollensäcken und zeigen in jungen Stadien oft nicht die Andeutung eines sporogenen Gewebes (SCHNARF 1923 a). Samenanlagen ohne sporogene Zellen sah ferner HÅKANSSON (1925) oft bei *Godetia amoena* \times *Whitneyi*. Nach SCHWEMMLE (1924) können Embryosackmutterzellen in jungen Samenanlagen von *Epilobium roseum* \varnothing \times *parviflorum* σ vollkommen fehlen oder nur spärlich auftreten. Nach OBERREUTER (1925) werden in Bastarden von *Epilobium parviflorum* \varnothing mit *roseum* oder *montanum* nur wenige Pollenmutterzellen ausgebildet, Tetradenbildung findet nur in seltenen Ausnahmefällen statt und normale Loculi werden so gut wie nie vorgefunden. Über *Epilobium*-Bastarde vgl. auch LEHMANN (1924 a, b).

Bei sehr vielen mehr weniger sterilen Bastarden kommt es zur Makro- und Mikrosporenbildung und in Zusammenhang mit dieser zu Störungen mannigfacher Art. In der reichen, damit sich beschäftigenden Literatur haben namentlich diejenigen Vorgänge, die sich bei der Kernteilung der Sporenmutterzellen abspielen, besondere Beachtung gefunden. Eine von vielen Autoren (vgl. insbesondere ROSENBERG 1904a, b, 1909a, 1917, TÄCKHOLM 1922, TISCHLER 1921/22, 1925 und die dort angegebene Literatur) in dieser Hinsicht festgestellte und näher studierte Erscheinung ist die, daß in den Prophasen der heterotypischen Teilung vielfach geschwächte Chromosomenbindung auftritt. Der Grad dieser Schwächung ist sehr verschieden, so daß wir eine ununterbrochene Reihe aufstellen können, die

von Fällen mit vollkommener zu solchen ohne Chromosomenaffinität führt. Charakteristisch ist in diesen Fällen insbesondere das Auftreten ungepaarter Chromosomen in der Diakinese. Solche können aber auch bei Bastarden mit vollkommener Chromosomenbindung dann auftreten, wenn die beiden Eltern verschiedene Chromosomenzahlen hatten. Ein Beispiel hierfür ist derjenige Bastard, dessen Studium für das Verständnis der Reduktionsvorgänge bei Bastarden grundlegend geworden ist, nämlich *Drosera rotundifolia* \times *longifolia* (ROSENBERG 1904b, 1909a)¹⁾. Das Schicksal der ungepaarten Chromosomen in der Meta- und Anaphase der heterotypischen Teilung ist verschieden; sie können sich entweder so verhalten wie bei einer normalen Reduktionsteilung, d. h. als ganze zu einem der beiden Spindelpole wandern — halbheterotypisches Verhalten — oder eine Längsspaltung erfahren wie bei einer Äquationsteilung — äquationelles Verhalten. Zwischen dem halbheterotypischen und dem äquationellen Verhalten gibt es ebenfalls Übergänge insofern, als Fälle bekannt sind, wo ein Teil der ungepaarten Chromosomen sich in der einen, der andere in der anderen Weise benimmt. Wenn wir den Ablauf der heterotypischen Teilung bei Bastarden in seiner ganzen Variabilität hinsichtlich der Chromosomenbindung und hinsichtlich des Verhaltens in der Metaphase überblicken, erhalten wir eine Reihe, an deren einem Ende normale heterotypische Teilung mit vollkommener Chromosomenbindung und Zuteilung ganzer Chromosomen an die Spindelpole steht und deren entgegengesetztes Ende durch den Fall gegeben ist, daß die Chromosomenbindung vollkommen aufgehoben ist und sich die Einzelchromosomen durchaus äquationell verhalten. Vgl. diesbezüglich die einen guten Überblick gewährenden Tabellen bei TÄCKHOLM (1922) und CHIARUGI (1926b).

Es wäre jedoch falsch anzunehmen, daß diese tiefgreifenden Störungen der Reduktionsteilung unbedingt zur Sterilität führen (vgl. darüber TISCHLER 1908, 1925, S. 47); andererseits verhindert glatter, vollkommen ungestörter Verlauf der Reduktionsteilung nicht Degeneration der betreffenden Sporen und Sporophyten, wie TISCHLER (1908) gezeigt hat. Die Sporendegeneration steht augenscheinlich mit der gestörten Reduktionsteilung in keinem unmittelbaren Zusammenhang, beide sind Erscheinungen, die auf dieselbe Grundursache zurückgehen, und treten daher oft gemeinsam auf, wie zuerst TISCHLER (1906a)²⁾ erkannt hat.

¹⁾ In diesem Falle treten gepaarte (2×10) und ungepaarte (10) Chromosomen auf. Die beiden zu je einem Paar verbundenen Chromosomen entstammen nach der Auffassung ROSENBERGS den verschiedenen Eltern (Allosyndesis). Nach der Deutung STRASBURGERS (1910c) werden die Chromosomen des Eltern mit der größeren Chromosomenzahl gekoppelt (Autosyndesis). Für die erstere Deutung sprechen nicht nur unsere theoretischen Anschauungen, sondern sie wurde auch durch Beobachtungen an Bastarden, deren elterliche Chromosomenzahlen nicht im Verhältnis 1:2 stehen, gestützt. Einzelne Befunde sprechen jedoch dafür, daß in manchen Fällen Autosyndese vorkommt. Vgl. die Erörterung bei CHIARUGI (1926b, S. 580f.) und die dort verzeichnete Literatur, insbesondere LJUNGAHL (1924), COLLINS und MANN (1923), HAASE-BESSEL (1921). In neuester Zeit hat LONGLEY (1926b) bei einer triploiden, jedenfalls hybriden *Citrus*-Form Autosyndesis festgestellt. Vgl. ferner die Beobachtungen TISCHLERS (1927a) bei *Ribes gordonianum*.

²⁾ „Ich neige immer mehr zu der Ansicht, daß vielleicht selbst bei dem ROSENBERG-schen Falle (*Drosera*) die Unmöglichkeit einer Bindung aller Chromosomen . . . gar nicht einmal das ausschlaggebende für das Auftreten der Sterilität bedeutet, sondern daß auch hier das Plasma schon unterernährt oder sonst irgendwie geschädigt sein könnte. ROSENBERG selbst hat ja sogar gesehen, daß in seltenen Fällen ein ganz normaler befruchtungsfähiger Embryosack entstehen kann.“

Die so häufige Unterdrückung der Chromosomenaffinität und das Verhalten der Einzelchromosomen in der heterotypischen Teilung bei Bastarden steht mit einer Reihe weiterer charakteristischer Eigentümlichkeiten in Zusammenhang. Zu diesen gehört zunächst das Nichteinordnen der Chromosomen in die Metaphasenkernplatte, die unregelmäßige Verteilung der ungepaarten Chromosomen auf die Tochterkerne, dann das verbreitete „Zurückbleiben“ einzelner Chromosomen in der Anaphase, das Auftreten „versprengter“ Chromosomen, ferner die Kleinkernbildung und damit im Zusammenhang stehend das Vorkommen von Pseudoamitosen (vgl. darüber TISCHLER 1921/22), schließlich die Bildung von weniger oder mehr als vier Tetradenkernen oder -zellen. Als Beispiele für derartige Erscheinungen seien genannt: die von LJUNGDAHL (1920) und YASUI (1921) untersuchten *Papaver*-Hybriden, *Viola ambigua* \times *hirta* (SCHNARF 1922 a), *Salix aurita* \times *phylicifolia* (BLACKBURN und HARRISON 1924), *Gossypium barbadense* \times *herbaceum* (CANNON 1903), der Gattungsbastard *Celsia* \times *Verbascum* (HÅKANSSON 1926), *Triticum*-Hybriden (SAX 1922), *Viola*-Bastarden (J. CLAUSEN 1926, 1927) u. a.

Es wäre übrigens unrichtig, wollte man nur bei Bastarden ungleichchromosomiger Eltern derartige Unregelmäßigkeiten erwarten. Ein Bastard gleichchromosomiger Eltern ist z. B. *Godetia amoena* \times *Whitneyi*, wo HÅKANSSON (1925) Zurückbleiben von Chromosomen und Kleinkernbildung sah.

Gewissermaßen nur graduell von der Kleinkernbildung verschieden ist die Erscheinung, daß eine größere Zahl von „Tetradenkernen“ entsteht, die keine so auffallenden Größenunterschiede zeigen wie bei der Kleinkernbildung, die sogenannte Vielkernbildung, der allenfalls auch Zellbildung folgen kann. Eine Musterkarte für die auf diese Weise zustande kommende abnorme Tetradenbildung beider Arten von Sporen bieten die kultivierten Bananen-Formen (TISCHLER 1910, D'ANGREMOND 1912), deren Bastardnatur jetzt, wie es scheint, allgemein anerkannt ist (vgl. TISCHLER 1925, S. 46); ferner *Hemerocallis fulva*, über die eine reiche Literatur besteht (TANGL 1882, STRASBURGER 1882 b, BIOURGE 1892, JUEL 1897, FULLMER 1899, SCHÜRHOFF 1913) und deren Entstehung durch Kreuzung von GATES (1907, S. 99) u. a. als wahrscheinlich bezeichnet wurde. Andere Beispiele sind der vorhin genannte *Gossypium*-Bastard (CANNON 1903 a, Taf. 8, Fig. 17), *Raphanus sativus* φ \times *Brassica oleracea* (KARPETSCHENKO 1924), *Cardamine polyphylla* \times *pentaphylla* (SCHWARZENBACH 1922), Sorten von *Saccharum officinarum* (BREMER 1921) u. a.

Alle diese unregelmäßigen Erscheinungen sind deshalb von Bedeutung, weil sie als charakteristische Merkmale der Bastardierung betrachtet und als Beweismittel für eine vermutete Kreuzung verwendet wurden. Daß sie jedoch nicht unbedingt beweiskräftig sind, geht aus den Ergebnissen BORGSTAMS (1922) hervor. Wie nämlich diese Autorin gezeigt hat, kann bei *Syringa chinensis* (angeblich *vulgaris* \times *persica*) vollkommen normale Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen stattfinden. Die Unregelmäßigkeiten, die JUEL (1900 a) in Form von versprengten Chromosomen, von unregelmäßigen heterotypischen Meta- und Anaphasen, von Kerndurchschnürungen u. dergl. beobachtete und die zum Teil auch TISCHLER (1908) wieder fand, sah BORGSTAM

nur in solchem Materiale, welches einer vorübergehenden Temperaturniedrigung ausgesetzt gewesen war. „Die Kälterückschläge im Frühling, mit denen wir in Schweden und in Deutschland zu rechnen haben, hatten uns (nämlich JUEL und TISCHLER) somit eine Erscheinung als durch den Hybridismus zustande gekommen vorgetäuscht, die damit gar nichts zu tun zu haben brauchte“ (TISCHLER 1925, S. 43). Diese Auffassung wurde auch in jüngster Zeit experimentell von MICHAELIS (1926) als vollkommen gültig erwiesen, dem es durch Einwirkung niedriger Temperatur gelang, die besprochenen Unregelmäßigkeiten der Sporenbildung in zweifellos reinrassigem *Epilobium*-Material hervorzurufen. MICHAELIS geht auf Grund seiner Erfahrungen so weit, zu behaupten, daß „bei Bastarden mit gleicher Chromosomenzahl die Störungen durch Außeneinflüsse ausgelöst werden und daß der Bastard nur empfindlicher ist und leichter auf Eingriffe reagiert“. Hier wäre auch der Versuche KOERNICKES (1905) zu gedenken, der durch Einwirkung von Röntgenstrahlen Schädigungen der Pollenmutterzellen und der folgenden Stadien bei *Lilium martagon* erzielte. Sie äußerten sich u. a. in dem Zurückbleiben von Chromosomen bei der Anaphase der heterotypischen Teilung; manchmal begann die Telophase schon, bevor noch die Chromosomen an den Polen angelangt waren, und dann entstanden Formen, die an Amitosen erinnerten. Ähnliche Erscheinungen kamen auch bei der homöotypischen Teilung zustande. Auch Kleinkernbildung und unregelmäßige Tetraden kamen zur Beobachtung. Also ganz dieselben Erscheinungen, die aus der Meiosis von Bastarden bekannt sind. Schließlich haben SAKAMURA und STOW (1926) durch Einwirkung hoher Temperatur (30° C) und z. T. nach darauffolgender mehrtägiger Kultur in kühlen Räumen bei *Gagea lutea* Pollen von variabler Größe erzielt und in der Entwicklung desselben verschiedene Unregelmäßigkeiten wie abweichende Chromosomenzahlen, mangelhafte Chromosomenbindung, Zurückbleiben einzelner Chromosomen, Unterdrückung der homöotypischen Teilung, Bildung eines Riesenkernes nur an einem Spindelpole und dergleichen festgestellt. Vgl. ferner STOW (1927) und SHIMOTOMAI (1927).

Auch bei Bastarden selbst sind bisweilen Erscheinungen zu beobachten, die darauf schließen lassen, daß nicht die Bastardierung an sich, sondern äußere Umstände die Unregelmäßigkeiten bedingen. Unter den Blüten eines Bastardes ist z. B. größtenteils normaler Ablauf der Pollenentwicklung zu sehen und nur in einzelnen Blüten treten starke Störungen auf, wie es z. B. bei *Cardamine polyphylla* × *pentaphylla* von SCHWARZENBACH (1922) festgestellt wurde. Übrigens verdient auch die mehrfach in der Literatur erwogene Annahme größere Berücksichtigung, daß im allgemeinen äußere Ursachen die Unregelmäßigkeiten und Störungen bedingen, daß aber Bastarde infolge ihrer inneren Disharmonie eine größere Empfindlichkeit gegen die Einwirkung äußerer Einflüsse besitzen.

In diesem Zusammenhang kann auch darauf hingewiesen werden, daß HÅKANSSON (1926) bei *Celsia*- und *Verbascum*-Arten in denjenigen Blütenknospen Degenerationerscheinungen in der Pollenentwicklung auftreten sah, welche an der Spitze der Infloreszenzen, also gegen das Ende der Vegetationsperiode angelegt werden. Die beobachteten Störungen waren allerdings zum Teil anderer Art, als sie bisher erwähnt wurden,

nämlich: Zytomixis¹⁾, durch die zweikernige Pollenmutterzellen entstehen, unvollkommen ausgebildete Kernspindeln, intranukleäre Kernspindeln, Zusammenballung der Chromosomen und Störungen in der Bildung der generativen Zelle.

Immerhin betont TISCHLER, daß bei genügender Kritik, insbesondere dann, wenn kein Verdacht auf schädliche äußere Einflüsse besteht, Kleinkern- und Vielkernbildung, Zurückbleiben von Chromosomen usw. zum Nachweis der Bastardnatur benutzt werden können. In diesem Sinne wurden denn auch die genannten Erscheinungen benutzt, um den Bastardverdacht in bestimmten Fällen zu stützen (vgl. diesbezüglich die von TISCHLER 1925, S. 55, gegebene Liste). Beweiskräftig ist diese Methode insbesondere, wenn auch die Chromosomenzahlen nächstverwandter Formen zum Vergleich herangezogen werden, wie es z. B. LONGLEY (1924a, 1924b) bei *Rubus* und *Crataegus* und vor allem TÄCKHOLM (1922) bei *Rosa* in größerem Umfange getan hat. Von besonderer Bedeutung ist es, daß es unter günstigen Umständen auch gelingt, wie TÄCKHOLM gezeigt hat, F₁-Bastarde von abgeleiteten zu unterscheiden.

Wenn wir dazu übergehen, die Erscheinungen zu besprechen, die nach der Reduktionsteilung an Bastarden beobachtet worden sind, so ist entschieden Degeneration des männlichen oder weiblichen Gametophyten am weitesten verbreitet. Diese Degeneration tritt in der Regel auch bei einer und derselben Pflanze in verschiedenen Entwicklungsstadien auf und erfolgt oft unter dem Symptom auffallender Plasmaarmut. Beispiele sind für den männlichen Gametophyten: *Bryonia alba* × *dioica* (TISCHLER 1906a), *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora* (TISCHLER 1908), *Ribes aureum* × *sanguineum* (TISCHLER 1906b, 1927a), *Ribes pallidum* D. u. D. = *petraeum* a *bullatum* D. u. D. × *rubrum* L. (HIMMELBAUR 1911), kultivierte *Vitis*-Formen, die sicher teilweise hybrider Entstehung sind (DORSEY 1914), *Prunus*-Hybriden (DORSEY 1919, S. 478), *Cardamine polyphylla* × *pentaphylla* (SCHWARZENBACH 1922); im weiblichen Gametophyten wurden dieselben Erscheinungen zum Teil auch bei den eben genannten und bei *Viola odorata* × *hirta* (SCHNARF 1922a; vgl. auch HEILBORN 1926) festgestellt.

Andere nach der Reduktionsteilung auftretende Unregelmäßigkeiten mögen durch einige Beispiele illustriert werden. Bei *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora* unterbleibt nach TISCHLER (1908) die Wandbildung nach der homöotypischen Kernteilung in der Pollenmutterzelle. Es entstehen so vierkernige Pollenkörner, die sich mit der dicken Pollenhaut umgeben. Bisweilen entstehen auch hier nur zwei Pollenkörner aus einer Pollenmutterzelle. Vierkernige Pollenzellen wurden auch bei einem *Gossypium*-Bastard (CANNON 1903a) gesehen (vgl. auch dasselbe bei *Hieracium excellens* nach ROSENBERG 1917). Bei *Papaver*-Hybriden sah LJUNGDAHL (1925) vereinzelt eine abnorme Vereinigung der beiden homöotypischen Spindeln und dasselbe beobachtete auch GOODSPEED (1923) bei *Nicotiana Tabacum* var. *Miradato* × *silvestris*. Von späteren Stadien der Ent-

¹⁾ Zytomixis der Pollenmutterzellen und als Folge davon die Bildung von Riesenpollenkörnern wurde auch bei dem merkwürdigen metroklinen „Bastard“ beobachtet, den GAINES und AASE (1926) aus der Bestäubung von *Triticum compactum* mit Pollen von *Aegilops cylindrica* erzielten. Dieser Bastard enthielt nur den mütterlichen, haploiden Chromosomenbestand.

wicklung des männlichen Gametophyten sei erwähnt, daß SCHÜRHOFF (1913) bei *Hemerocallis fulva* unter normalen zweikernigen Pollenkörnern auch solche mit 3—16 Kernen beobachtete, die später so verschmelzen, daß wieder ein zweikerniges Korn entstehen kann. Von Interesse ist ferner eine Beobachtung, die HÄKANSSON (1924) an Pollenkörnern von *Epilobium montanum* \times *hirsutum* machte, wo verhältnismäßig spät Entwicklungsstörungen auftreten. Hier fällt die generative Zelle im Pollenkorn sehr verschieden groß aus; sie ist oft sehr groß, oft aber auch sehr klein und in diesem Fall ist sie nicht imstande, in die vegetative Zelle hineinzuwandern; sie umgibt sich dann mit einer durch Lichtgrün färbaren Membran.

Von ähnlichen Störungen im Bereiche des weiblichen Gametophyten können zunächst gewisse Abweichungen in der Auslese der fungierenden Makrospore erwähnt werden. Diese wurden in geringem Maße von HÄKANSSON (1924) bei *Epilobium montanum* \times *hirsutum* beobachtet, indem hier öfters eine der drei nicht-mikropylaren Tetraden gefördert wird. Auffallender ist das abweichende Verhalten, das der Bastard *Senecio nebrodensis* \times *viscosus* nach AFZELIUS (1924) gegenüber den Stammlern zeigt. Schon nach der heterotypischen Teilung zeigt die mikropylare Tochterzelle einen Vorsprung gegenüber der chalazalen. Von den Tetraden dominiert meistens die mikropylare, selten eine der mittleren, doch ist auch ziemlich oft die chalazale die stärkste. Über das einkernige Stadium gelangt der Embryosack nicht hinaus. AFZELIUS ist der Ansicht, daß diese Abweichungen mit der Bastardnatur zusammenhängen. Offenbar denkt er auch daran, daß die unregelmäßige Verteilung der ungepaarten Chromosomen bei der Reduktionsteilung die variable Auslese der fungierenden Makrospore zum Teil bedingt. Bei dem von SCHÜRHOFF (1925 a) untersuchten, im allgemeinen fruchtbaren Bastard *Saxifraga decipiens* \times *granulata* wurde als Ausnahmefall eine Embryosackmutterzelle beobachtet, welche vier untereinander durch kinoplasmatische Fasern verbundene Kerne enthielt. „Möglicherweise findet nunmehr eine simultane Zellbildung statt; es wäre aber auch möglich, daß die Phragmoplasten wieder verschwinden und dann alle vier Kerne an der Bildung des Embryosackes teilnehmen.“ Auch der fertige Embryosack kann bei sicheren Bastarden auffallende Unregelmäßigkeiten aufweisen. Z. B. zeigen bei dem schon genannten *Epilobium montanum* \times *hirsutum* nach HÄKANSSON (1924) die Zellen des Eiapparates oft unregelmäßige Aufteilung des Zytoplasmas; die Synergiden sind verschieden groß und haben oft eine abweichende Lage ihrer Vakuolen; die Eizelle variiert bedeutend in der Größe.

Trotz der verhältnismäßig zahlreichen Untersuchungen, die sich mit den Entwicklungsstörungen bei Angiospermenbastarden beschäftigen, macht das Vorliegende den Eindruck der Lückenhaftigkeit. Untersucht wurde vor allem das Verhalten der Chromosomen bei der Reduktionsteilung, weniger sind wir über die folgenden Stadien unterrichtet. Wir können daher heute nur mit dem Vorbehalt das Urteil fällen, daß in diesen Stadien nur Degeneration herrscht und progressive Weiterentwicklung ganz fehlt. Daß diese letzteren durch künftige Untersuchungen zutage gefördert werden könnten, darauf deuten Beobachtungen hin, die in verkümmerten oder modifizierten Antheren oder Samenanlagen gemacht worden sind. Bekannt und vielfach besprochen sind in dieser Hinsicht

die Beobachtungen NEMECS (1898), der an petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* bisweilen Mikrosporen auftreten sah, die nach drei Kernteilungsschritten eine gewisse Ähnlichkeit mit achtkernigen Embryosäcken angenommen hatten. Als Seitenstück können Embryosäcke in sterilen Samenanlagen gewisser Pflanzen angeführt werden. FAMILLER (1896) fand in normalerweise sterilen Samenanlagen von *Viburnum lantana* den Embryosäcken homologe Zellen, die 16-kernig geworden waren, und ASPLUND (1920) stellte in den Samenanlagen steriler Fruchtknotenächer bei Valerianaceen sogar bis 32-kernige Zellen fest.

Im Anschluß an die Besprechung der Unregelmäßigkeiten und Sterilitätserscheinungen bei Bastarden sollen einige Fälle besprochen werden, wo Bastardierung als Ursache für die auftretenden Unregelmäßigkeiten nicht in Betracht kommt oder doch nicht bewiesen ist. Eine Gruppe von den hier zu nennenden Pflanzen umfaßt solche, die sich vegetativ durch Brutknospen, Ausläuferbildung und dergl. sehr ausgiebig und dauernd vermehren, während in den Blüten eine weitgehende Sterilität nachzuweisen ist. Als Beispiel möge zunächst *Ranunculus ficaria* angeführt werden, für dessen Sterilität sich bereits HOFMEISTER (1858, S. 53) interessiert hat. Nach Beobachtungen KINDLERS (1914) ist der Pollen dieser Pflanze zu 12 % steril und die Pollenschläuche haben nicht die Kraft bis zum Embryosack zu wachsen. Ferner treten im Embryosack weitgehende Degenerationerscheinungen der verschiedensten Art auf, so daß normale Embryosäcke sehr selten sind. Abnormitäten im Eiapparat sind: Unterdrückung einer Synergide und zwar scheint sich in einigen Fällen die Mutterzelle der Synergiden nicht geteilt zu haben; beide Synergiden fehlen; der ganze Eiapparat fehlt. Sehr selten ist auch Rückbildung des sekundären Embryosackkernes oder der Antipoden eingetreten. Auch kann der ganze Embryosack desorganisiert werden oder es wird derselbe überhaupt nicht angelegt usw. Mit den Degenerationerscheinungen im Embryosack hängt es nach KINDLER zusammen, daß der Pollenschlauch den Eiapparat nicht erreicht. Dennoch konstatiert der Autor oft eine von der Befruchtung unabhängig durchgeführte Teilung des primären Endospermkernes und sogar Endosperm Bildung. (Über z. T. anders lautende Befunde an dieser Pflanze vgl. auch SOUÈGES 1910—1914 und LOSCHNIGG 1926).

Über die Agaven, bei welchen vielfach habituelle vegetative Fortpflanzung allein- oder doch vorherrschend ist, liegen einige Untersuchungen über die mittelbare Ursache der Blütensterilität vor. LARY DE LATOUR (1908) fand bei der Pollenentwicklung in der heterotypischen Teilung versprengte Chromosomen und Kleinkernbildung, Unregelmäßigkeiten, die er selbst mit denen von *Hemerocallis fulva* und verschiedenen Bastarden vergleicht. Er entschließt sich jedoch nicht, die von ihm untersuchte *Agave attenuata* als Bastard anzuerkennen. Für eine andere bulbillentragende Agave, *Fourcroya cubensis*, liegen Beobachtungen bei ERNST (1918, S. 488) vor. Die bei dieser Pflanze auftretenden Pollentetraden enthalten oft ein oder zwei, selten drei geschrumpfte Pollenkörner; überzählige kommen jedoch nicht vor. Die Embryosackbildung geht nach dem Normaltypus vor sich, die einzige nicht ganz normale Erscheinung, die beobachtet wurde, ist die Plasmaarmut. Ob Befruchtung überhaupt stattfindet, ist ungewiß. Stadien mit Endospermwandbelag waren in leicht angeschwollenen Fruchtknoten zu finden, die Zellen des Eiapparates

zeigten meist Anzeichen von Degeneration, nie Embryobildung. Die Untersuchung von *Fourcroya altissima* durch SCHLIMBACH (1924) ergab im Embryosack Plasmaarmut und Kerne von geringer Größe: „Vielleicht haben wir hier den Grund der Unfruchtbarkeit der Pflanze“. Keimungsversuche des Pollens verliefen negativ; auch auf den Narben war keine Keimung festzustellen. Vgl. ferner NEVINS (1927).

Über die Sterilitätserscheinungen bei den „viviparen“ Gramineen wie *Poa alpina* f. *vivipara* und die Erörterung der Ursachen ihrer sexuellen Unfähigkeit vgl. die Ausführungen bei ERNST (1918, S. 500—512) und die dort angegebene Literatur.

Daß Alterserscheinungen Abnormitäten im Bereiche der Gametophyten hervorrufen können, wurde bereits früher hinsichtlich der Pollenbildung besprochen. Hier kann noch auf die Beobachtungen HABERLANDTS (1927) hingewiesen werden, der an im Spätherbst blühenden Exemplaren von *Oenothera Lamarckiana* und *muricata* verschiedene Unregelmäßigkeiten und Sterilitätserscheinungen in den Embryosäcken feststellte. Die Abnormitäten zeigten sich in abweichender Bildung des Eiapparates, in abnormer Lagerung der Kerne des vierkernigen Embryosackes, in einer Vermehrung der Kernzahl im Embryosack, in dem Auftreten von Nuzellarwucherungen usw.

Von etwas anderer Art sind die Degenerationserscheinungen, die JARETZKY (1927) in der Pollenentwicklung von *Rumex flexuosus* beobachtet hat. Die Symptome, unter welchen sich diese Degenerationsvorgänge vollziehen, weisen auf Ernährungsstörungen hin. Die sporogenen Zellen in den Antheren können zunächst auf Kosten der Wandschichten weiterleben. Wenn diese aufgebraucht sind, tritt in den sporogenen Zellen Autochromatolyse und Autozytolyse ein. Nach JARETZKY sind diese Degenerationserscheinungen auf Mutation zurückzuführen und diese steht wahrscheinlich mit dem Übergang von zwittrigen zu monözischen Blüten in Zusammenhang.

Eine andere Gruppe von Pflanzen, wo Störungen in der Entwicklung der Gametophyten und damit in Zusammenhang stehende Sterilitätserscheinungen weit verbreitet sind, bilden die kultivierten Pflanzen. Wenn man auch gewiß vielfach Bastardierung für die Unregelmäßigkeiten verantwortlich machen darf, muß man doch auch dem Einfluß der „Kultur“, also dem Einfluß ganz bestimmter Lebensbedingungen große Bedeutung zuschreiben, ein Umstand, der von TISCHLER (1910) und namentlich auch von GAGNEPAIN (1913) betont wurde, der bei einer großen Zahl von kultivierten Pflanzen, die zum Teil nach seiner Ansicht von jedem Verdacht hybrider Entstehung frei sind, mehr oder weniger starke Pollensterilität nachwies. Einige wenige Beispiele mögen die Art der an Kulturpflanzen beobachteten Sterilitätserscheinungen näher charakterisieren und die Auffassung wiedergeben, zu welcher die Autoren in den speziellen Fällen über die Ursachen der beobachteten Sterilitätserscheinungen gelangt sind.

Bei *Solanum tuberosum* tritt sowohl im männlichen, als auch im weiblichen Gametophyten häufig Degeneration auf, deren Beginn in sehr verschiedenen Stadien eintreten kann. YOUNG (1923) führt Veränderungen in frühen Stadien der Pollenentwicklung auf ungünstige klimatische oder lokale Verhältnisse zurück; das Zugrundegehen nahezu reifen Pollens scheint ihm die Folge von ererbter Pollensterilität zu sein. Die

Degeneration der Samenanlage und des Embryosackes, die nicht der Pollensterilität parallel zu gehen braucht, führt er auf ungünstige äußere Verhältnisse zurück. Von Interesse und mit den vermuteten Ursachen in Einklang ist die Beobachtung, daß Formen, die keinen lebensfähigen Pollen erzeugen, Samen erzeugen können, wenn Kreuzung mit einer pollenfertilen Form möglich ist. Vgl. ferner STOW (1927).

Bei den von v. FABER (1912) untersuchten *Coffea arabica* und *liberica* sind verschiedenartige Sterilitätserscheinungen festzustellen, insbesondere bei der ersteren Art. Im weiblichen Gametophyten kann Degeneration schon von dem Stadium der Embryosackmutterzelle an erfolgen und im männlichen Gametophyten kann ebenfalls Degeneration vor und nach der Tetradenbildung eintreten. Außer dieser Ursache der Sterilität besteht aber auch noch die Unfähigkeit des Pollenschlauches durch den eigenen Griffel zu wachsen. Schließlich besitzen die *Coffea*-Arten außer normalgebauten, großen, duftenden Blüten noch abnorme, kleine, sogenannte „Sterretjes“ (= Sternchen), die absolut steril sind, da die „Entwicklung der Geschlechtsorgane auf primitiver Stufe“ stehen bleibt. Die „Sterretjes“ sind wahrscheinlich ebenso wie die Degenerationserscheinungen in normalen Blüten auf den Einfluß äußerer Bedingungen zurückzuführen.

Vielfach finden wir bei Kulturpflanzen die typisch „hybriden“ Unregelmäßigkeiten der Reduktionsvorgänge. Hierher gehört die von HANCE (1915) untersuchte *Zebrina pendula*, wo sowohl bei der heterotypischen als auch bei der homöotypischen Teilung „versprengte“ Chromosomen und Chromomeren auftreten. Die Pollenkörner wachsen zu bedeutender Größe heran, ihr Kern kann sich teilen oder auch nicht und schließlich degeneriert der Zellinhalt, nachdem im Zytoplasma Vakuolen entstanden sind.

Die von SHOEMAKER (1926) über die Pollensterilität verschiedener Apfelsorten durchgeführten Untersuchungen ergaben außer vollkommen normalem Verhalten bei der Sorte „*Delicious*“ bei der Sorte „*Stagman Winesap*“ das Auftreten gepaarter und ungepaarter Chromosomen, Kleinkernbildung, Polysporie und Polykaryie und ungleichgroße Pollenkörner, also Erscheinungen, die unter gewissem Vorbehalt auf hybride Entstehung hinweisen.

Den Einfluß der Kultur müssen wir nach HIMMELBAUR (1926) für die Sterilitätserscheinungen bei dem kultivierten *Crocus sativus* verantwortlich machen, da keinerlei Anzeichen für eine hybride Entstehung sprechen. Auch die in verschiedenem Grade festzustellende Pollensterilität kann nicht herangezogen werden, da diese Erscheinung auch bei anderen *Crocus*-Arten festzustellen ist, wenn sie in gärtnerische Kultur genommen werden. Der Embryosack macht eine ganz normale Entwicklung durch, geht aber, da Befruchtung ausbleibt, schließlich ein.

Hinsichtlich der in Amerika kultivierten *Vitis*-Formen untersuchte DORSEY (1914) die Erscheinungen und Ursachen der Pollensterilität, die sowohl bei reinrassigen als auch bei hybriden Formen, bei letzteren allerdings in erhöhtem Maße, auftritt. Alle untersuchten Formen haben dieselbe Chromosomenzahl ($x = 20$) und die beiden Reduktionsteilungsschritte gehen vollkommen normal vor sich. Die Sterilität des Pollens kommt durch Absterben entweder vor oder nach der Teilung des primären Pollenkernes zustande; im letzteren Falle werden sowohl vegetativer

als auch generativer Kern angegriffen oder der letztere allein. Nach dem Autor hat die Pollensterilität beim Wein nichts mit Bastardierung zu tun. Vgl. auch die im ganzen übereinstimmenden Angaben bei GARD (1913).

Die in China heimische *Daphne odora* erweist sich in Gartenkultur in Japan nach OSAWA (1913a) als vollkommen steril. Die Pollenmutterzellen degenerieren selten in frühen Stadien, meist machen sie eine heterotypische und homöotypische Teilung durch, von denen die erstere häufiger, weniger die letztere, Unregelmäßigkeiten wie zurückbleibende Chromosomen aufweist, und in der Folge finden sich überzählige Tetraden, Kleinkerne, „Amitosen“, ungleichgroße Pollenkörner usw. ein. Der Embryosack macht bisweilen eine normale Entwicklung; durch, oft aber treten, seltener im Tetraden-, öfter in späteren Stadien, Degenerationserscheinungen ein. Der Autor lehnt es ab, Hybridisation als Grundursache dieser Unregelmäßigkeiten anzunehmen und denkt an die Einwirkung der Kultur oder eher noch an Mutation als Ursache.

Zu den kultivierten Pflanzen, die verschiedenartige an die Bastardierung erinnernde Unregelmäßigkeiten aufweisen, gehören auch zahlreiche parthenokarpe Pflanzen, die an anderer Stelle besprochen werden sollen.

2. Die apomiktische Fortpflanzung im allgemeinen

Dem sexuellen Fortpflanzungsvermögen, der Amphimixis, steht der Verlust derselben, die Apomixis gegenüber. Daß es sich bei den Angiospermen nicht um einen ursprünglichen Mangel an Sexualität, um eine Amixis, handelt, bedarf keiner Erörterung. Die Apomixis umfaßt eine Reihe verschiedener Fälle und zwar unterscheiden wir im folgenden, indem wir uns der Terminologie H. WINKLERS (1908, 1913) anschließen:

1. Parthenogenesis, d. i. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einer Eizelle, und zwar
 - a) somatische¹⁾ Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der somatischen, unreduzierten Chromosomenzahl besitzt;
 - b) generative Parthenogenesis, wenn das Ei die reduzierte Chromosomenzahl im Kern aufweist.
2. Apogamie, d. i. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen eines Gametophyten, und zwar
 - a) somatische Apogamie, wenn die Zelle oder der Zellkomplex, die den Sporophyten liefern, in ihren Kernen die somatische, unreduzierte Chromosomenzahl besitzen;
 - b) generative Apogamie, wenn die Kerne der Mutterzellen des Sporophyten die haploide Chromosomenzahl führen.
3. Vegetative Fortpflanzung. Von dieser kommen hier nur solche Fälle in Betracht, wo ein Embryo zwar im Innern eines Embryosackes heranwächst, aber aus einer außerhalb desselben gelegenen somatischen Zelle hervorgeht — Adventivembryonie.

¹⁾ Statt somatisch und generativ werden auch die Ausdrücke diploid und haploid verwendet. Zur Begründung der letzteren vgl. die Ausführungen bei ERNST (1918, S. 8) und die Gegengründe bei WINKLER (1920, S. 190 f.).

Die somatische Parthenogenesis und Apogamie kann mit Aposporie verbunden sein. Diese ist dadurch charakterisiert, daß der Gametophyt nicht aus einer Sporenmutterzelle hervorgeht.

Apogamie, Parthenogenesis und Adventivembryonie werden nach dem Vorschlage TÄCKHOLMS (1923) als Agamospermie zusammengefaßt.

Außer dieser Terminologie sind vielfach auch andere in Gebrauch. Insbesondere hat STRASBURGERS Bezeichnungsweise weite Verbreitung erlangt. STRASBURGER (1905 b, 1907) versteht unter Parthenogenesis das, was hier als haploide Parthenogenesis bezeichnet ist. Die diploide Parthenogenesis ist für ihn ein besonderer Fall der Apogamie, die Ovoapogamie. Da die Verschiedenheit der Terminologie zum Teil auf verschiedener Auffassung beruht, mögen zunächst die Ansichten WINKLERS in Kürze wiedergegeben werden.

Es handelt sich dabei im wesentlichen um die Fragen, ob der Eizelle eines diploiden Gametophyten der Charakter einer Eizelle zuerkannt werden kann oder nicht und ob — was im wesentlichen dasselbe bedeutet — die haploide Chromosomenzahl das Wesen eines Gametophyten allein begründet. STRASBURGER¹⁾ betrachtet die Eizelle eines parthenogenetischen Embryosackes, wenn sie die diploide Chromosomenzahl besitzt, als eine eähnliche Zelle eines Sporophyten und demgemäß, da er die Apomixis je nach der haploiden oder diploiden Chromosomenzahl der keimenden Zelle in Parthenogenese und Apogamie unterscheidet, die Entstehung des Embryos aus einer solchen Zelle als Apogamie. WINKLER (1908, S. 398 ff.) betont gegenüber diesem Standpunkt, daß die diploide Eizelle einer somatischen Zelle nicht gleichwertig ist und führt zur Begründung an:

1. Die parthenogenetischen Nachkommen diözischer Gewächse können auch männlichen Geschlechtes sein, wogegen aus somatischen Zellen bei der Nuzellarembryonie (*Alschorinia*) nur gleichartige Individuen hervorgehen. Die Fälle, die er zur Begründung des ersten Satzes anführt, sind der von ihm als zweifellos sicher betrachtete von *Thalictrum Fendleri* (DAY 1896), wo nach dem Autor aus der Nachkommenschaft isolierter weiblicher Pflanzen reichlich männliche und weibliche Pflanzen hervorgingen und die Beobachtungen BITTERS (1904) an *Bryonia dioica*, wo sogar eine rein männliche Nachkommenschaft isolierter weiblicher Stöcke gefunden wurde. Beweiskräftiger als diese nicht in neuerer Zeit nachgeprüften botanischen Fälle dürfte allerdings der Hinweis auf Erzeugung männlicher Nachkommen parthenogenetischer Tiere sein (Literatur bei WINKLER 1920).

2. Diploide Eizellen und vegetative Sporophytenzellen sind trotz der gleichen Chromosomenzahl nicht gleichwertig, da Adventivembryonie so gut wie immer, Parthenogenesis so gut wie nie mit Polyembryonie verknüpft sind. „Wir müssen annehmen, daß in beiden Fällen ein besonderer spezifischer Reiz die jeweils in Entwicklung tretenden Zellen zur Embryogenese veranlaßt. Wären nun Eizellen und Nuzelluszellen gleichwertig, so müßte man erwarten, daß beide Zellarten in gleicher Weise auf den Reiz reagierten, so wie wir ja auch sehen, daß bei der Nuzellarembryonie eine größere Anzahl nebeneinanderliegender Zellen in

¹⁾ Ähnliche Anschauungen bei V. H. BLACKMANN (1904).

Entwicklung zu treten beginnen. In Wirklichkeit verläuft die Sache so, daß entweder nur die Eizelle allein reagiert oder aber nur die Nuzelluszellen.“ Diese Begründung ist gewiß beweiskräftig, um so mehr seit durch HABERLANDTS Untersuchungen wahrscheinlich gemacht wurde, daß bei diploider Parthenogenese und Adventivembryonie Nekrohormone die Entwicklung der betreffenden Zellen zu Embryonen auslösen.

3. Den diploiden Eizellen kommt Keimzellcharakter zu. Denn sie haben die charakteristische morphologische Ausbildung der Eizellen. Der einzige morphologische Unterschied ist die verschiedene Chromosomenzahl. Es entsteht daher die Frage, ob die parthenogenetischen Eizellen in ihren physiologischen Eigenschaften mit den normalen soweit übereinstimmen, daß sie als Keimzellen anzuerkennen sind. Die in Betracht kommenden physiologischen Eigenschaften sind die Befruchtungsbedürftigkeit und die Befruchtungsfähigkeit. Diese aber kann man den parthenogenetischen Eizellen nach der Ansicht WINKLERS nicht ohne weiteres absprechen. Die gegenteilige Ansicht wurde von STRASBURGER (1907) mit Rücksicht auf seine Befunde an *Marsilia Drummondii* und von ERNST (1918, S. 75—77, 81) mit Hinweis auf seine Beobachtungen an *Chara crinita* ausgesprochen, von beiden aus dem gleichen Gedankengang heraus. Sie schließen auf die Befruchtungsunfähigkeit, weil diejenigen sekundären Veränderungen des Archegoniums oder Oogoniums weggefallen sind, die bei amphimiktischen Pflanzen die Voraussetzungen für die Befruchtung schaffen. Gegenüber dieser Begründung, die gewiß nicht zwingend ist, betont WINKLER, „daß zwischen dem Besitze der einfachen oder doppelten Chromosomenzahl einer Zelle und ihrer Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Entwicklung keinerlei direkte kausale Beziehungen bestehen oder zu bestehen brauchen. Denn es befähigt weder der Besitz der somatischen Chromosomenzahl an sich zur Entwicklung, noch ist andererseits das Vorhandensein nur der haploiden Zahl notwendig mit Unfähigkeit zur Entwicklung verknüpft“. Wir können dem auch hinzufügen, daß wir bei der normalen Befruchtung zweierlei Funktionen unterscheiden müssen, die Zuführung des männlichen Genoms zum Eikern und den Reiz zur Weiterentwicklung. Beide Seiten der Befruchtung sind nicht nur gedankliche Abstraktionen, sondern auch in gewissen Fällen im Experiment trennbar. Wenn wir diese Betrachtungsweise auf die diploid-parthenogenetischen Eizellen anwenden, so müssen wir wohl sagen, daß zwar diese nicht eines männlichen Chromosomensatzes bedürfen, daß aber das Hinzutreten eines Entwicklungsreizes nicht nur möglich, sondern auch wahrscheinlich notwendig ist. Auch die Befruchtungsfähigkeit können wir einer parthenogenetischen Eizelle deswegen, weil sie die unreduzierte Chromosomenzahl hat, nicht absprechen. Wohl wissen wir, daß die diploide Eizelle von *Zephyranthes (Atamosco) texana* nach PACE (1913) den einen generativen Pollenkern nicht aufnimmt, obwohl sich der sekundäre Embryosackkern mit dem anderen in der Regel vereinigt, aber ein einzelner negativer Befund sagt da sehr wenig. Viel beweiskräftiger ist in dieser Hinsicht die Überlegung, die STOMPS (1912) zu der Ansicht geführt hat, daß die *Oenothera Lamarckiana gigas* durch die Befruchtung einer diploiden Eizelle mit einem diploiden Pollenkernentstanden ist. Die Begründung dieser Ansicht stützt sich auf die Seltenheit der *gigas*-Form im Vergleich zu der häufigeren *semigigas* und das Verhältnis zwischen den Mutations-

koeffizienten beider Formen steht sehr gut in Einklang mit der geringen Wahrscheinlichkeit, daß zwei $2x$ -Gameten zusammentreffen, gegenüber der größeren, daß eine $2x$ - mit einer x -Gamete zusammenkommt.

Wenn auch diese hier in Kürze wiedergegebenen Anschauungen WINKLERS in dem einen oder anderen Punkte noch nicht als bewiesen erscheinen und zum Teil erst nur eine Fragestellung für künftige Untersuchungen enthalten — und letzterer Umstand war der Hauptanlaß sie hier wiederzugeben —, dürften sie doch im großen und ganzen die Einteilung WINKLERS rechtfertigen. Insbesondere hat diese Einteilung und Begriffsabgrenzung auch den Umstand für sich, daß sie mit der bei den Zoologen üblichen Definition der Parthenogenese übereinstimmt.

Anderen Inhalt hat in neuerer Zeit ERNST (1918) den Ausdrücken Apogamie und Parthenogenese gegeben. Nach ihm ist Parthenogenese „die autonome oder durch äußere Einflüsse induzierte apomiktische Entwicklung (insbesondere von Eizellen) einer sexuell differenzierten und sexuell funktionsfähigen Pflanzen- oder Tierart“ und Apogamie „die obligat apomiktische Keimbildung aus Zellen di- oder heteroploider Gametophyten“. Die Apogamie ist entweder ovogen, wenn der apomiktische Keim aus der Eizelle oder somatisch, wenn er aus einer oder mehreren somatischen Zellen des Gametophyten seinen Ursprung nimmt. Für die Unterscheidung von Apogamie und Parthenogenese wird also von ERNST ein ganz anderer Umstand in Betracht gezogen, nämlich die sexuelle Funktionsfähigkeit oder der dauernde — in diesem Sinne ist das Wort obligat zu nehmen — Verlust derselben. Während also WINKLER den Ort der Entstehung des apomiktischen Keimes, STRASBURGER die Chromosomenzahl desselben als Unterscheidungsmerkmal zwischen Parthenogenese und Apogamie benützt, stellt ERNST den Umstand in den Vordergrund, ob die Apomixis eine dauernde oder nur eine gelegentlich mehr oder weniger oft wiederkehrende ist.

Logisch ist natürlich jeder dieser Einteilungsgründe gleich brauchbar; vom Standpunkt der Angiospermen aus ist sogar die ERNSTSche Fassung sehr gut verwendbar; aber für das Tierreich hat sie zur Folge, daß wahrscheinlich engverwandte Fälle von Apomixis auseinandergerissen werden. Wie WINKLER (1920) näher ausgeführt hat, kommt in mehreren Tiergruppen dauernde Apomixis neben heterogoner Entwicklung vor, wobei in beiden Fällen Entwicklung aus Eizellen stattfindet. Es erscheint daher kaum zweckmäßig, die erstere als Apogamie der letzteren als Parthenogenese gegenüberzustellen, wo doch die dauernde Apomixis wahrscheinlich doch nur durch eine Ausschaltung des letzten Restes sexuellen Fortpflanzungsvermögens entstanden ist.

ERNST (1918, S. 154 und 157) gibt übrigens noch eine Definition der Apogamie. Nach dieser ist „Apogamie die apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen oder anderen Zellen von Gametophyten mit diploiden, von den beiden Eltern herstammenden Chromosomensätzen“. Danach ist Apogamie „eine Teilerscheinung der durch Artkreuzung bewirkten vielfachen Störungen in der sexuellen Sphäre von Bastarden“. Diese Begriffsbestimmung setzt natürlich die Richtigkeit der Bastardierungshypothese über die Entstehung von Parthenogenese und Apogamie voraus und wird nach dem speziellen Teile dieses Abschnittes besprochen werden.

In jüngster Zeit hat CHIARUGI (1926 b) zur Terminologie der Apomixis Stellung genommen. Er schließt sich im ganzen der Fassung der Begriffe Parthenogenesis und Apogamie bei STRASBURGER an. Neu erscheint sein im Zusammenhang damit geäußelter Vorschlag, Aposporie in einem weiteren Sinne zu nehmen als es oben geschehen ist. Aposporie bedeutet ihm die Entstehung eines Embryosackes ohne vorausgegangene Meiosis. Innerhalb der Aposporie unterscheidet er eine Aposporia goniale oder direkte Aposporie, wenn der Embryosack aus einer Embryosackmutterzelle hervorgegangen ist, und eine Aposporia somatica oder indirekte Aposporie, wenn eine somatische Zelle des Sporophyten zum Embryosack geworden ist. CHIARUGI geht nämlich von der Annahme aus, daß die Tochter- oder Enkelzelle einer Sporen-mutterzelle nur dann den Namen Spore verdient, wenn sie durch eine Reduktionsteilung entstanden ist; anderenfalls ist sie eine Pseudospore. In diesem Sinne ist natürlich Aposporie die unerläßliche Voraussetzung für die Entstehung diploider Embryosäcke und damit der somatischen Parthenogenese und Apogamie überhaupt.

Über die Terminologie CHIARUGIS kann nur wieder hervorgehoben werden, daß sie für die Verhältnisse bei den Angiospermen ganz ausgezeichnet paßt, daß sie aber weniger geeignet ist, wenn wir sie auf das gesamte Reich der Lebewesen anwenden wollen. Die Verwendung des Begriffes Aposporie im Sinne dieses Autors bringt einen ganz bestimmten theoretischen Standpunkt zum Ausdruck, der gewiß eine nähere Erörterung wert ist. Für uns hier ist es gleichgültig, ob wir im folgenden von sporischen und aposporischen Embryosäcken sprechen oder von solchen, die durch „Aposporia goniale“ oder durch „Aposporia somatica“ entstanden sind.

Innerhalb der verschiedenen Arten der Apomixis können wir weitere Kategorien nach verschiedenen Gesichtspunkten unterscheiden. Insbesondere kann die Apomixis obligat und fakultativ sein, sie kann ferner durch äußere Einwirkung ausgelöst — induziert — oder durch innere Faktoren bedingt — autonom — sein. Verhältnismäßig häufig treffen wir auch bei den Angiospermen partielle Apomixis an, d. h., daß ein Pflanzenindividuum neben normalsexueller gleichzeitig auch apomiktische Fortpflanzung zeigt.

Übrigens können selbst in einem und demselben Embryosacke verschiedene Arten der Apomixis nebeneinander und sogar Apomixis neben normalsexueller Fortpflanzung auftreten. Denn verschiedene Arten der Fortpflanzung schließen einander nicht grundsätzlich aus und namentlich somatische Parthenogenesis und Apogamie kommen nicht gar so selten gleichzeitig vor. Dies kann dann eine der Ursachen der Polyembryonie sein. Diese kann aber auch ganz anders entstehen, auch aus sexueller Fortpflanzung, z. B. durch diejenige Art vegetativer Vermehrung innerhalb des Embryosackes, die wir früher (S. 428) als Embryonalsprossung bezeichnet haben.

3. Parthenogenesis

Alle unter den Angiospermen bekannten Fälle obligater, d. i. durch eine lange Reihe von Generationen konstant auftretender Parthenogenesis sind somatisch. Nicht nur die Eizelle, sondern auch die übrigen Zellen des weiblichen Gametophyten führen die somatische

Chromosomenzahl. Der Nachweis, daß tatsächlich somatische Parthenogenesis vorliegt, ist allerdings nicht in allen in Betracht kommenden Fällen lückenlos geführt. Wenn wir z. B. feststellen, daß der Embryosack dieselbe Chromosomenzahl führt wie die Zellen des ihn umgebenden Nuzellus, könnte immerhin die Möglichkeit bestehen, daß beide Generationen mit der haploiden Chromosomenzahl betrieben werden. Den sicheren Nachweis somatischer Parthenogenesis wird in diesem Falle erst das Studium der Pollenentwicklung geben können, ferner wird der Vergleich mit nahe verwandten Arten in vielen Fällen ein sicheres Urteil gestatten. Soweit nun unter den Angiospermen die Untersuchung unter Berücksichtigung aller dieser Umstände geführt wurde, hat sie obligate somatische Parthenogenesis ergeben. Die Ansicht, daß bei irgend einer obligatparthenogenetischen Angiosperme generative Parthenogenesis vorliege, wurde auch von keiner Seite ausgesprochen.

Damit ist jedoch nicht gesagt, daß bei den Angiospermen die generative Parthenogenesis fehlt. Zunächst finden sich in der Literatur Fälle angeführt, die gewissermaßen als Ansätze zu generativer Parthenogenesis bezeichnet werden können. Bei *Gastrodia elata* fand KUSANO (1915), daß bisweilen der Kern der haploiden Eizelle in Teilung tritt, aber diese niemals von einer Zellteilung begleitet ist und nicht zur Bildung eines Embryos führt. Vielleicht sind auch nach TOURNOIS (1914) gewisse Embryonen, die nach gattungsfremder Bestäubung in Embryosäcken von *Humulus lupulus* auftraten, haploid. Es dürfte also hier wirklich eine induzierte, generative Parthenogenese vorliegen, welche indessen zu keinem existenzfähigen Ergebnis führt, da die Embryonen klein bleiben, degenerieren und niemals keimen. In diesem Zusammenhang können auch Beobachtungen angeführt werden, die SOUÈGES (1914a) bei *Lepidium sativum* gemacht hat. Bei dieser Pflanze treten unter völlig normalen Embryonen abnorme Entwicklungsstadien auf, die sich durch dürftige Ausbildung, wenig Zytoplasma und kleine, chromatinarme Kerne von den normalen unterscheiden. SOUÈGES bezeichnet sie selbst als vielleicht parthenogenetisch. Vorausgesetzt, daß diese Vermutung richtig ist, könnte man hier natürlich am ehesten an generative Parthenogenesis denken.

Hier muß ferner angeführt werden, daß es HABERLANDT (1921a) gelang, durch traumatischen Reiz in einigen Fällen die Eizelle von *Oenothera Lamarckiana* zu einigen Zellteilungen zu veranlassen. Da hier zweifellos der Embryosack die reduzierte Chromosomenzahl führt, liegt also ein deutlicher Ansatz zu generativ-parthenogenetischer Entwicklung vor, die vielleicht nur deshalb nicht weiter gedieh, weil kein Endosperm gebildet wurde.

Einer näheren Aufklärung bedarf noch der von SUESSENGUTH (1923) beschriebene Fall von generativer Parthenogenesis und Apogamie, die bei *Zygopetalum Mackayi* nach Bestäubung mit artfremdem Pollen stattfindet, der niemals befruchtend, sondern nur entwicklungsanregend wirkt (nähere Angaben im speziellen Teile dieses Abschnittes). Da bei der Entwicklung des Embryosackes numerische Reduktion der Chromosomen stattfindet, andererseits die parthenogenetisch entstandenen Embryonen sicher lebensfähig sind, zieht SUESSENGUTH die Annahme einer Scheinreduktion als Hilfhypothese zur Erklärung heran. „Möglicherweise findet ähnlich wie in manchen ‚haploiden‘ somatischen Kernen zwar

eine numerische Reduktion (bei der heterotypischen Teilung des Archesporis) statt, aber keine qualitative; die ca. x Chromosomen der Embryosackkerne sind in Wirklichkeit nicht univalent, und es muß mit einem späteren Wiederauseinanderweichen der zeitweise zusammenhängenden Chromosomen und damit einer Restitution der $2x$ -Zahl gerechnet werden.“

Das Gemeinsame dieser teilweise etwas unsicheren Fälle von Ansätzen zu generativer Parthenogenesis ist darin zu sehen, daß diese Entwicklung durch einen Reiz ausgelöst wurde. Bei den folgenden zu besprechenden Fällen ist einerseits ein solcher auslösender Reiz nicht unmittelbar zu erkennen, andererseits gelangten haploide Pflanzen zu voller Entwicklung. Von den hierhergehörigen Fällen ist zunächst hervorzuheben, daß CLAUSEN und MANN (1924) durch Kreuzungen von *Nicotiana tabacum* als Mutter und *silvestris* als Vater in der großen Masse der hybriden Nachkommenschaft zwei vereinzelte Exemplare erhielten, die nur durch geringere Größe von *tabacum* verschieden waren und nur die Chromosomenzahl dieser Art aufwiesen. Da bei *Nicotiana* keine abnorme Fortpflanzung sicher nachgewiesen ist, ist Entstehung durch generative Parthenogenesis wahrscheinlich. Auf dieselbe Art dürften auch die haploiden Pflanzen von *Datura stramonium*, die BLAKESLEE und BELLING (1924) in ihren Kulturen fanden, zustande gekommen sein. Ein weiterer hier zu nennender Fall ist die haploide Weizenpflanze, die GAINES und AASE (1926) als Ergebnis einer Bestäubung von *Triticum compactum humboldtii* mit Pollen von *Aegilops cylindrica* erhielten. In allen diesen Fällen erwies sich der haploide Sporophyt als unfähig zur Fortpflanzung oder doch in hohem Maße steril.

Das Gemeinsame dieser letztgenannten Fälle liegt darin, daß die haploiden Pflanzen unter einer größeren Zahl zweifelloser Bastarde aufgetreten sind. Es liegt nahe, auch hier die Vermutung zu äußern, daß eine induzierte Parthenogenese vorliege, ausgelöst durch die Einwirkung fremden Pollens. Wenn diese Annahme richtig ist, entsteht natürlich die Frage, warum in den meisten Fällen eine wirkliche Befruchtung stattgefunden hat und nur in einzelnen seltenen Fällen die Wirkung des Pollens auf die Entwicklungserregung beschränkt geblieben ist. Diese Frage können wir zurzeit ebensowenig wie manche andere, die sich erhebt, beantworten. Die Erklärung zu finden erscheint vielleicht deshalb besonders schwer, weil es in Rücksicht auf die große Seltenheit der Fälle ziemlich aussichtslos ist, die Vorgänge, die sich hier abspielen, in den maßgebenden Entwicklungsstadien anzutreffen.

4. Apogamie

Apogamie in dem oben angegebenen Sinne (vgl. S. 453) tritt im allgemeinen innerhalb der Angiospermen nur als Begleiterscheinung somatischer Parthenogenesis auf. Es handelt sich da in erster Linie um Synergidenembryonen, wie sie z. B. bei *Alchemilla sericata* von MURBECK (1902a) und bei *Burmannia coelestis* von ERNST und BERNARD (1912b) beobachtet wurden. Sehr selten wurde auch das Auftreten von apogamen Antipoden- und Endospermembryonen beobachtet. Die Erscheinung von Apogamie und zwar somatischer Apogamie als Begleiterscheinung der Parthenogenesis erscheint uns vielleicht dann verständlicher, wenn wir in Betracht ziehen, daß vielfach die Differenzierung

zwischen den Elementen der diploiden Embryosäcke schwächer ausgeprägt ist. Morphologisch prägt sich diese Erscheinung (vgl. die Ausführungen auf S. 178) darin aus, daß die Verwendung der Kerne des Embryosackes bisweilen eine abnorme und der Unterschied zwischen den Zellen desselben oft verwischt ist. Physiologisch aber insbesondere darin, daß auch andere Elemente als die Eizelle die Entwicklungsfähigkeit zu einem Embryo besitzen.

Das Vorkommen generativer Apogamie bei den Angiospermen dürfen wir heute ebensowenig als unwahrscheinlich erklären als das der generativen Parthenogenese. Unzweifelhaft nachgewiesen erscheint jedoch ein solcher Fall nicht (vgl. die Ausführungen im speziellen Teile über *Allium odorum*).

5. Die Embryosackentwicklung parthenogenetischer und apogamer Pflanzen

Da bei der generativen Parthenogenese die Embryosackentwicklung sich völlig normal vollziehen muß, entfällt jeder Anlaß, sie näher zu besprechen. Anders bei der somatischen Parthenogenese und Apogamie, deren Voraussetzung es ist, daß ein Embryosack mit der unreduzierten Chromosomenzahl Ausgang für die Embryoentwicklung wird. In diesem Falle entsteht der Embryosack entweder aus einer Makrosporenmutterzelle (sporischer Embryosack), in der die Reduktion der Chromosomen unterbleibt, oder aus einer anderen Zelle der Samenanlage (aposporischer Embryosack).

Wenn wir zunächst die Zahl der Zellteilungen ins Auge fassen, die die Makrosporenmutterzelle bis zur Bildung eines sporischen parthenogenetischen oder apogamen Embryosackes durchmacht, so finden wir in den bisher nachgewiesenen Fällen drei Haupttypen vertreten, die dem Normaltypus, dem *Scilla*-Typus und dem *Lilium*-Typus entsprechen. Mit Recht werden jedoch bei den parthenogenetischen Embryosäcken zur Unterscheidung dieser Typen besondere Namen verwendet, nämlich *Alchemilla*-Typus, wo ebenso wie beim Normaltypus eine Tetradenbildung stattfindet und eine Tetradenzelle den Embryosack erzeugt, *Taraxacum*-Typus, bei welchem ähnlich wie beim *Scilla*-Typus eine Tochterzelle den Embryosack erzeugt, und *Antennaria*-Typus, wo ähnlich wie beim *Lilium*-Typus die Makrosporenmutterzelle zum Embryosack wird¹⁾. Über die Verbreitung dieser Typen vergleiche den speziellen Teil dieses Abschnittes (S. 477).

Von größerem Interesse ist aber die Frage, wie es denn kommt, daß der aus der Embryosackmutterzelle hervorgehende Embryosack die somatische Chromosomenzahl erhält. Im allgemeinen können wir sagen,

¹⁾ CHIARUGI (1927 a) gibt folgende Einteilung der diploiden Embryosäcke apospektischer Angiospermen:

- A. „Aposporia somatica o indiretta“
 - 1. *Hieracium*-Typus (8-kernig).
- B. „Aposporia goniale o diretta“
 - 2. *Alchemilla*-Typus (8-kernig),
 - 3. *Taraxacum*-Typus (8-kernig),
 - 4. *Antennaria*-Typus (8-kernig),
 - 5. *Helosis*-Typus (4-kernig),
 - 6. *Erigeron Karwinskianus*-Typus (8-Kernig).

Über den Begriff der Aposporie bei CHIARUGI vgl. die Ausführungen auf S. 457.

daß der Kern der Embryosackmutterzelle zunächst Stadien zeigt, die an die Prophasen der heterotypischen Teilung erinnern, daß aber später ein Umschlag in eine Äquationsteilung stattfindet. Wie im einzelnen dieser Vorgang vor sich geht, wurde zuerst von JUEL (1906) an *Taraxacum officinale* gezeigt. Der Kern der Embryosackmutterzelle durchläuft hier zunächst eine deutliche Synapsis, zeigt ferner auch eine Diakinesis, die sich aber von der normal-heterotypischen durch den Mangel der Chromosomenbindung unterscheidet. Die ungepaarten Chromosomen nehmen dann eine langgestreckte Form an und erfahren in der Metaphase eine Längsspaltung und jeder Tochterkern erhält die somatische Chromosomenzahl. Ähnliche Verhältnisse dürften auch nach SCHKORBATOW (1910) und OSAWA (1913b) im allgemeinen bei den parthenogenetischen *Taraxacum*-Arten herrschen. Auch die Angaben, die SEARS (1917) über *T. laevigatum* bringt, passen sehr gut zu den Befunden JUELS. Neu an ihnen ist nur das Vorkommen echter Reduktionsteilungen und eine gewisse Mannigfaltigkeit in dem Ablauf der „Ameiosis“, wie sie der genannte Autor nennt. Es kann sogar die erste Teilung zu einer Pseudoamitose führen.

Die Vorstellung, zu welcher diese Beobachtungen führen, ist die, daß die heterotypische Teilung eingeleitet, dann aber in eine äquationelle übergeführt wird. Wenn, wie es bei *Taraxacum* geschieht, ein Teilungsschritt ausfällt, kann es uns scheinen, daß die homöotypische Teilung als überflüssig ausgeschaltet wurde. Vielleicht werden wir aber eine Verallgemeinerung dieser Ansicht ablehnen, wenn wir die entsprechenden Vorgänge zum Vergleich heranziehen, die ROSENBERG (1917, 1926) bei der Pollenentwicklung einer Anzahl Archhieracien festgestellt hat. ROSENBERG hat es nämlich wahrscheinlich gemacht, daß hier die heterotypische Teilung unterdrückt ist und sofort ein Interkinesestadium entsteht, welches bei der darauf folgenden (homöotypischen) Teilung diploide Tochterkerne liefert. In seiner letzten Arbeit (ROSENBERG 1926) hat er bei *Hieracium alpinum* und *pseudoillyricum* sogar gesehen, daß eine heterotypische oder vielmehr — mit Rücksicht darauf, daß ungepaarte Chromosomen vorliegen — semiheterotypische Metaphase gebildet, die Kernteilung aber nicht durchgeführt wird. Es wird nämlich ein einziger, sogenannter Regressionskern gebildet, der das Aussehen einer Interkinese hat und bei der nächsten Teilung natürlich Kerne mit der somatischen Zahl liefert. Wir haben keinen Grund anzunehmen, daß nicht auch mindestens ein Teil der parthenogenetischen Embryosäcke durch gleichartige Vorgänge diploid wird.

Nicht alle parthenogenetischen Pflanzen nehmen in derselben Weise wie *Taraxacum* einen deutlichen Anlauf zur Reduktion der Chromosomenzahl. Viele zeigen wohl ein deutliches Synapsisstadium wie die parthenogenetischen *Alchemilla*-Arten (MURBECK 1901a, STRASBURGER 1905b, BÖÖS 1917), *Thalictrum purpurascens* (J. B. OVERTON 1902, 1904), *Houttuynia* (SHIBATA und MIYAKE 1908), *Elatostema acuminatum* (STRASBURGER 1910a), *Calycanthus praecox* (SCHÜRHOFF 1923). In anderen Fällen ist das Synapsisstadium ausgeschaltet, z. B. bei *Wikstroemia indica* (STRASBURGER 1909a, S. 79; vgl. aber WINKLER 1906), *Elatostema sessile* (STRASBURGER 1910a), *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1919), *Antennaria alpina* (JUEL 1900b), *Burmannia coelestis* (ERNST 1909).

Dieses Verhalten deutet darauf hin, daß unter den parthenogenetischen Arten das Festhalten an den Prophasen der heterotypischen Teilung verschieden stark ausgeprägt ist. Neben der halbheterotypischen Teilung (ROSENBERG 1917) kommen Fälle vor, wo nur eine rein somatische Teilung aufzutreten scheint. Wahrscheinlich dürften eingehendere karyologische Studien eine Übergangsreihe zwischen den Extremen feststellen. Ein näherer Zusammenhang zwischen dem Abbau der heterotypischen Prophasenstadien und der Verminderung der Zahl der Teilungen, die die Embryosackmutterzelle durchmacht, dürfte nicht bestehen.

Die Entwicklung des parthenogenetischen Embryosackes zeigt im großen und ganzen sonst kaum besondere Erscheinungen. Von einigem Interesse ist es vielleicht, wenn HOLMGREN (1919) bei dem sich nach dem *Antennaria*-Typus entwickelnden Embryosacke von *Erigeron annuus* zwischen dem ersten und zweiten Teilungsschritte eine lange Ruhepause sah, während doch sonst die homöotypische Teilung ohne Ruhe der heterotypischen folgt. Eine weitere Erscheinung, die jedenfalls mit der Parthenogenese zusammenhängt, ist eine gewisse Unregelmäßigkeit in dem zeitlichen Ablauf der Embryosackentwicklung. Bei *Burmannia coelestis* fand ERNST (1909), daß die Samenanlagen desselben Fruchtknotens sehr verschieden weit vorgeschrittene Entwicklungsstadien enthielten, während normalgeschlechtliche Arten annähernd gleiche Stadien nebeneinander zeigten. Hier kann auch der Beobachtung MURBECKS (1901a) gedacht werden, daß bei parthenogenetischen Alchemillen die Embryobildung häufig schon in einem Zeitpunkt auftritt, wo sich die Blüte noch im Knospenzustande befindet, was jedenfalls ein Zeichen für einen außerordentlich raschen Entwicklungsablauf ist.

Hinsichtlich des Baues des fertigen Embryosackes ist zunächst hervorzuheben, daß unter den parthenogenetischen Pflanzen bis jetzt fast nur solche mit acht Kernen bekannt geworden sind. Eine Ausnahme diesbezüglich ist *Elatostema acuminatum*, wo nach den Untersuchungen TREUBS (1906) und STRASBURGERS (1910a) ein meist vierkerniger Embryosack nach einer Tetradenteilung oder direkt aus der Embryosackmutterzelle entsteht. Dieser diploide Embryosack läßt im fertigen Zustande keinen Vergleich mit den gewöhnlichen Embryosäcken zu (vgl. die näheren Angaben im speziellen Teile S. 480). Apomiktische Arten, die einen 16-kernigen Embryosack aufwiesen, sind nicht bekannt. Nur PACE (1913) fand bei *Atamosco texana* als Ausnahmserscheinung einen Embryosack, der 15 oder vielleicht 16 Kerne enthielt.

Im allgemeinen werden wir daher nicht in der Lage sein, an einem fertigen Embryosack an sich zu erkennen, ob er parthenogenetisch ist oder nicht. Gewisse Unregelmäßigkeiten scheinen aber immerhin in den parthenogenetischen Embryosäcken häufiger aufzutreten als in normal-sexuellen. Solche Unregelmäßigkeiten sind bei jenen zuerst durch MURBECK (1902 a) bekannt geworden. Dieser fand in 26 Fällen bei acht Arten apomiktischer Alchemillen statt zweier Polkerne deren drei, vier und vereinzelt sogar fünf, wobei die Zahl der Antipoden eine entsprechende Verminderung aufwies; seltener wurden Kerne des Eiapparates zu Polkernen. MURBECK nimmt an, „daß die Spezialisierung besonders der intrasaccalen Elemente bei den Samenanlagen der parthenogenetischen Alchemillen weniger streng durchgeführt ist. Mit noch größerem Rechte kann man dies behaupten, wenn man auch den Umstand berück-

sichtigt, daß bei diesen Pflanzen regelmäßig ein Embryo aus der Oosphäre hervorgeht. Streng genommen ist nämlich der Embryosack, in dem die Oosphäre hier gebildet wird, keine völlig spezialisierte Makrospore, weil die Teilungen in der Embryosackmutterzelle nicht wie bei einer typischen Tetradenteilung mit einer Reduktion der Chromosomen verbunden sind“.

MURBECK bringt also die nicht streng durchgeführte Spezialisierung der Elemente parthenogenetischer Embryosäcke mit ihrer Entstehung ohne Reduktion in einen ursächlichen Zusammenhang. Wenn diese Ansicht richtig ist, darf man erwarten, daß diese Erscheinung nicht auf *Alchemilla* beschränkt ist. In der Tat hatten ERNST und BERNARD (1912b) bei *Burmannia coelestis* beobachtet, daß in einzelnen Fällen die Polkerne auf drei bis fünf vermehrt waren, während die Zahl der Antipoden und der Synergiden eine entsprechende Verminderung aufwies. *Burmannia coelestis* zeigte aber noch in anderer Richtung eine Unregelmäßigkeit. In Embryosäcken, welche noch keine Embryonen enthielten, zeigten gewöhnlich alle drei mikropylaren Zellen das Aussehen der Synergiden eines normalen Eiapparates. Jedoch wurden auch Abweichungen von dieser Regel beobachtet. Es war z. B. eine Zelle plasmareicher als die anderen und enthielt eine kleinere Vakuole oder es fehlte in einer Zelle des Eiapparates die Vakuole vollständig. Über die Kerne der drei Zellen ist zu sagen, daß diejenigen Zellen, aus denen Embryonen hervorgehen, durch Kerne mit deutlichen Nukleolen gekennzeichnet sind, und die Zahl dieser Zellen schwankte von 1 bis 3 (ERNST 1909). Die größte Variabilität in der Ausbildung der Elemente des Embryosackes hat aber PACE (1913) bei *Atamosco texana* beschrieben. Oft hatten hier Embryosäcke die Antipoden am mikropylaren Ende und den Eiapparat an der Seite. Ferner wurde das Auftreten zweier Eizellen, die wahrscheinlich entwicklungsfähig waren, gelegentlich auch von mehr als zwei, bis fünf Eizellen, ferner zwei Eizellen und zwei Synergiden in einem Eiapparat, zweier normal aussehender Eiapparate usw. beobachtet. Wir sehen also, daß eine Anzahl parthenogenetischer Pflanzen eine ganz auffallende Neigung zeigen, die Unterschiede zwischen den Elementen des Embryosackes zu unterdrücken und von der normalen Ausbildung desselben abzuweichen. Es ist somit sehr wahrscheinlich, daß die somatische Chromosomenzahl dieser Embryosäcke eine Ursache dieser Unregelmäßigkeiten ist. Vgl. auch die Ausführungen MODILEWSKIS (1908a, S. 442).

Wenn wir diese Unregelmäßigkeiten der parthenogenetischen Embryosäcke, die in der Verwendung der Kerne und in der Ausbildung der Zellen derselben zutage treten, zusammen mit der Entstehung dieser Embryosäcke aus den Embryosackmutterzellen zu einem Vergleiche mit der Bildung der normal-sexuellen Embryosäcke benützen, so können wir feststellen, daß bei den letzteren sowie bei den parthenogenetischen eine Tendenz besteht, die Entwicklung des Gametophyten abzukürzen. Wie bei den parthenogenetischen diese Abkürzung und Vereinfachung vor sich geht, zeigen folgende Tatsachen. Unter den parthenogenetischen Formen des weiblichen Gametophyten gibt es noch solche, bei denen die zwei Teilungen der Sporenbildung — nur ohne Teilung des Chromatins — beibehalten sind (*Alchemilla*); dann gibt es solche, in denen eine der beiden Teilungen — vermutlich die hetero-

typische — verschwunden sind (*Taraxacum*); dann gibt es solche, wo beide Teilungen der Sporenbildung fehlen und — hier ist der Ausdruck sicher im vollen Sinne des Wortes berechtigt — die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosacke wird (*Antennaria*). Die drei Teilungsschritte, die zur Embryosackbildung führen, werden dagegen bei den parthenogenetischen Pflanzen mit viel größerer Zähigkeit festgehalten und es werden Eiapparat, Polkerne und Antipoden ausgebildet, obwohl ein Teil dieser Differenzierungen an Bedeutung eingebüßt hat. Die vorhin besprochenen Unregelmäßigkeiten deuten aber darauf hin, daß gewissermaßen auch der normale Bau des Embryosackes infolge des Verlustes der Meiosis ins Wanken kommt. Daß er im allgemeinen nicht so stark erschüttert ist, daß die ererbte Struktur der Vierergruppe aufgelöst wurde, hängt wohl sicher damit zusammen, daß die Apomixis eine phylogenetisch junge Erscheinung ist. Die einzige Ausnahme in dieser Richtung bildet das erwähnte *Elatostema acuminatum*, wo von einer Vierergruppe keine Rede mehr ist.

Besondere Beachtung verdient ferner das Verhalten der Polkerne.

Bei manchen parthenogenetischen Pflanzen bleibt die Verschmelzung derselben aus wie bei *Antennaria alpina* (JUEL 1900 b), *Elatostema sessile* (STRASBURGER 1910 a) und bei *Balanophora elongata* und *globosa* (ERNST 1914, LOTSY 1899). Bei den *Balanophora*-Arten ist außerdem noch die Erscheinung auffallend, daß nur der obere Polkern das durch Zellteilung entstehende Endosperm liefert. Bei *Calycanthus* verschmelzen nach PETER (1920) und SCHÜRHOFF (1923) ebenfalls die Polkerne nicht und das Endosperm entsteht zellular aus dem unteren Polkern. SCHÜRHOFF betrachtet die Degeneration des einen Polkernes als ein Mittel, „um von Anfang an die Bildung des phylogenetisch festgelegten zellulären Endosperms durchzuführen“.

Bei *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1919) verschmelzen entweder die Polkerne und dann findet sofort die zelluläre Endosperm-bildung statt; es können aber auch die Polkerne unverschmolzen bleiben und jeder sich selbständig teilen. Auffallend ist nun, daß der Autor ein solches vierkerniges, aber nur durch einen Teilungsschritt entstandenes Endosperm beobachten konnte, in welchem zwischen den Kernen keine Wände angelegt waren. Wie das Schicksal dieses Stadiums weiterhin gewesen wäre, wissen wir nicht; vermutlich werden auch in solchen abweichenden Fällen später Wände gebildet, da der Autor nie mehr als vier freie Endospermkerne gesehen hat. In ähnlicher Weise wie *Eupatorium glandulosum* verhält sich auch *Hieracium aurantiacum* (SCHNABE 1919). Die Polkerne können verschmelzen und der Verschmelzungskern kann dann die zelluläre Endospermbildung beginnen. Oder die Polkerne verschmelzen nicht und beide teilen sich gleichzeitig unter Ausbildung von Zellplatten oder es tritt nur einer in Zellteilung, der andere scheint sich nicht an der Endospermbildung zu beteiligen, vielleicht degeneriert er.

Diese Fälle, wo die Polkerne verschmelzen können oder es unterlassen, bilden den Übergang zu denjenigen, wo die Polkerne konstant sich vereinigen wie bei normal sexuellen Pflanzen. Hierher gehören z. B. *Burmanna coelestis* (ERNST 1909, ERNST und BERNARD 1912 b), *Erigeron annuus* (HOLMGREN 1919, TAHARA 1921) *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 1904). Von besonderem Interesse ist das Verhalten,

das PACE (1913) bei *Atamosco texana* beschrieben hat. Bei dieser parthenogenetischen Pflanze dringen durch Vermittlung des Pollenschlauches zwei Spermakerne in den Embryosack ein. Während der eine in der Nähe des Eikerns, ohne sich mit diesem zu vereinigen, degeneriert, verschmilzt der andere in der Regel mit den Polkernen; nur ausnahmsweise unterbleibt die Endospermbefruchtung. Also die ganz sonderbare Tatsache, daß der diploide Eikern sich unfähig erweist, einen Spermakern aufzunehmen, während der tetraploide sekundäre Embryosackkern durch die Aufnahme eines solchen zur weiteren Entwicklung angeregt wird.

Mit der im allgemeinen mangelnden Entwicklungsanregung durch einen Spermakern dürfte es zusammenhängen, daß bei manchen parthenogenetischen Arten ein viel lockerer Zusammenhang zwischen der Embryo- und der Endosperm Bildung besteht, als bei den normalsexuellen. Das Endosperm wird, wie MURBECK (1901a) bei verschiedenen Eualchemillen zuerst beobachtet hat, bald vor, bald während, bald nach der Embryobildung angelegt.

Damit sind wir bei der Frage angelangt, woher denn bei parthenogenetischen Pflanzen die Entwicklungsanregung, die wir bei den normalsexuellen der Befruchtung zuschreiben, kommen mag. Zu dieser Frage hat in neuester Zeit HABERLANDT (1921b) Stellung genommen, indem er darauf aufmerksam macht, daß sich in der Nähe des Eiapparates parthenogenetischer Compositen, namentlich in der Mantelschichte reichlich absterbende Zellen finden, die wir bei amphimiktischen Arten vergeblich suchen. Er folgert daraus, daß die aus den desorganisierten Zellen stammenden Nekrohormone als Entwicklungserreger der parthenogenetischen Eizellen fungieren, und erörtert im Anschluß daran auch die Frage, ob nicht auch bei anderen Entwicklungszuständen parthenogenetischer oder apogamer Pflanzen die Entwicklungserregung durch Nekrohormone eine Rolle spielen könnte (HABERLANDT 1923a). So vermutet er, daß bei *Taraxacum officinale* der Ablauf der Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle dadurch verhindert sein könnte, daß die Epidermiszellen des Nuzellus sehr frühzeitig zugrunde gehen und die dabei auftretenden Nekrohormone auf die Embryosackmutterzelle einwirken, und sieht seine Ansicht dadurch gestützt, daß bei den amphimiktischen *Hypochoeris radicata*, *Hieracium auricula* und *Senecio vulgaris* der Nuzellus zu einer Zeit abstirbt, da die Reduktionsteilung bereits vollendet ist. In ähnlicher Weise deutet er auch das Auftreten absterbender Zellen bei *Antennaria alpina*, *Alchemilla*, *Elatostema*, ferner die Tatsache, daß bei der Bildung aposporischer Embryosäcke das Absterben des Nuzellus zu beobachten ist. Er kommt zu dem Ergebnis, „daß dem Ausbleiben der Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle und dem Eintritt ihrer typischen, vegetativen Teilung das Absterben benachbarter Zellen vorausgeht, während bei verwandten amphimiktischen Arten abgestorbene Zellen in der Umgebung der Embryosackmutterzelle nicht vorhanden sind“. Für dieses Ausbleiben macht HABERLANDT Nekrohormone verantwortlich. Vgl. Abb. 59.

Wir sehen also, daß nach der Ansicht HABERLANDTS Nekrohormone in doppelter Weise wirksam sein sollen, einmal als Anreger der Entwicklung diploider Eizellen, dann als hemmender Einfluß bei der Durchführung der Reduktionsteilung. Diese beiden Einwirkungen sind wesent-

lich verschieden und zwischen ihnen braucht auch keine nähere Verbindung zu bestehen. Dies zeigt auch der Befund, den MEYER (1925b) an der parthenogenetischen *Thismia javanica* machte. Bei dieser Pflanze schien eine Stimulation zur Entwicklung der Eizelle durch Nekrohormone, die von den absterbenden Synergiden herrührt, immerhin wahrscheinlich, dagegen konnte der Ausfall der Reduktionsteilung nicht von Nekrohormonen stammen, da keine absterbenden Zellen in der Nähe der Embryosackmutterzelle zu finden waren. Und dieselbe Ansicht, daß nämlich der Ausfall der Reduktionsteilung oder vielmehr die Überführung einer begonnenen Reduktionsteilung in eine Äquationsteilung nicht auf Nekrohormonen, sondern auf anderen Ursachen beruhe, müssen alle diejenigen vertreten, die darin ein karyologisches Problem sehen. Wenn wir sehen, daß mangelhafte Chromosomenbindung die Durchführung einer regelrechten Reduktionsteilung unmöglich macht, werden wir kaum geneigt sein, an Nekrohormonwirkung zu glauben. Das Auftreten absterbender Zellen in der Nähe der Embryosackmutterzelle, die keine Reduktionsteilung durchführt, ist kein Beweis. Beide Erscheinungen sind eben Symptome, die auf dieselbe Grundursache zurückzuführen sind. Diese ist vielleicht mit ERNST in vorausgegangener Bastardierung, vielleicht in irgendwelchen erblichen Stoffwechselstörungen anderer Art zu sehen.

Dieser Standpunkt schließt die Annahme nicht aus, daß die Entwicklungserregung der Eizelle tatsächlich auf Nekrohormonwirkung beruht. Dafür sprechen alle diejenigen Beobachtungen, die die Existenz von Nekrohormonen wahrscheinlich machen: die Versuche HABERLANDTS an *Oenothera lamarckiana* (1921a), die unter anderem gezeigt haben, daß auch die haploide Eizelle unter der Einwirkung von Nekrohormonen deutliche Anzeichen parthenogenetischer Entwicklung zeigt; die Ausbildung von „Wundendospermen“ (HABERLANDT 1921b, 1922b; EICHLER 1906b); die Adventivembryonie und ihre Vorstufen (HABERLANDT 1922a); die Erscheinungen, die sich an manchen parthenokarpen Pflanzen abspielen usw.

Die Bedeutung, die den Nekrohormonen für die Entwicklungserregung zukommt, ist sogar groß genug, daß man mit Recht die Frage

Erklärung zu Abbildung 59

Abb. 59. Zur Frage der Entwicklungsanregung durch Nekrohormone. — Fig. 1. *Oenothera lamarckiana*, Übersichtsbild einer durch Anstich verletzten Samenanlage, s Stichenkanal in der Fruchtknotenwand, n Nuzellus, es Embryosack mit zwei durch die Verletzung hervorgerufenen Nuzellarembryonen. — Fig. 2. Die beiden Embryonen aus Fig. 1 stärker vergrößert. — Fig. 3. Junger, aposporischer Embryosack von *Hieracium flagellare*; rechts davon der teilweise abgestorbene Nuzellus. — Fig. 4. Aposporischer Embryosack von *Hieracium flagellare* mit einem Ei- und einem Endospermembryo. — Fig. 5. Abgestorbener Nuzellus von *Antennaria dioica*; hypertrophierte, z. T. mehrkernige Zellen zwischen der Basis des Nuzellus und der Epidermis. — Fig. 6. *Scopolia carniolica*; Gewebswucherung aus der Mantelschichte des Integumentes zwischen abgestorbenen Zellen. — Fig. 7 und 8. *Funkia ovata*; Teile aus dem Nuzellusscheitel mit den Gewebswucherungen, welche Adventivembryonen erzeugen; in der Nähe der Wucherungen abgestorbene Zellen. — Fig. 9. *Allium odorum*, haarähnlicher Auswuchs an der Innenseite des inneren Integumentes. — Fig. 10. *Allium odorum*, Adventivembryo an der Innenseite des Innenintegumentes. — Fig. 11. *Allium odorum*, Synergidenembryo (rechts), daneben abgestorbene Synergide, darüber Nuzellusrest. — Nach HABERLANDT. — Gegenüber dem Original etwas verkleinert.

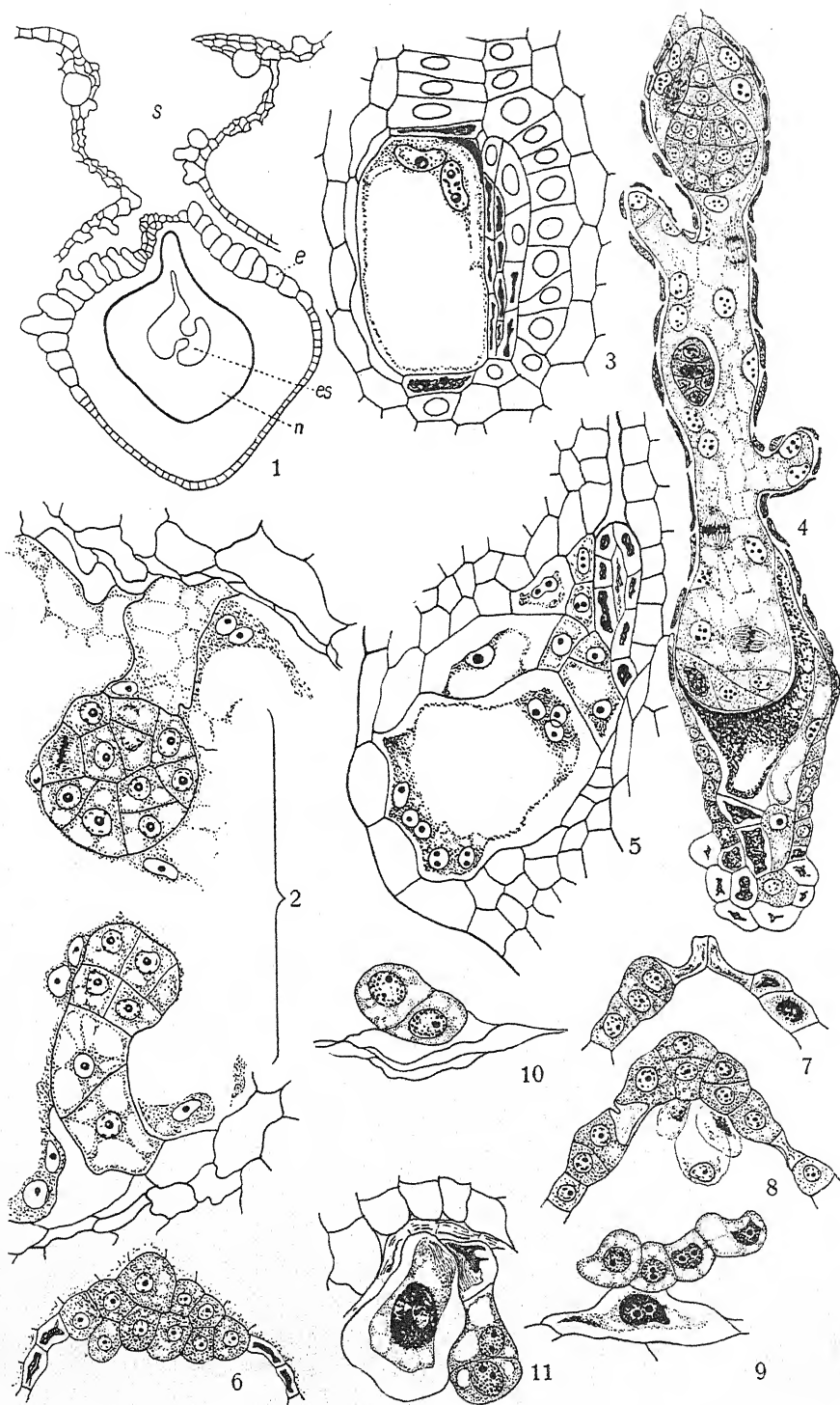


Abb. 59.
(Erklärung nebenstehend)

erörtern kann, ob nicht die physiologische Wirkung absterbender lebender Substanz auch in den normalsexuellen Entwicklungsgang eingebaut ist. Könnten nicht bei der Entwicklung der Makrospore u. a. auch die von ihren Schwesterzellen gelieferten Nekrohormone eine Rolle spielen? Ferner: „Bei den Angiospermen geht, soweit bekannt, die Befruchtung in der Weise vor sich, daß sich das Plasma des platzenden Pollenschlauches in eine Synergide ergießt, sich mit ihrem Plasma vermischt, und daß nun dieses einen Spermakern enthaltende Plasmagemisch die Eizelle umfließt. Der in die Eizelle eindringende Spermakern kann zur Bildung von Wundhormonen Veranlassung geben, aber auch die vom absterbenden Plasmagemisch erzeugten Nekrohormone könnten die Entwicklung der Eizelle auslösen. Vielleicht handelt es sich dabei um spezifische Reizstoffe, die gerade nur in der verletzten Eizelle und in jenem Plasmagemisch entstehen. Nur für diese könnte die Eizelle empfindlich sein. Dem widerspricht allerdings, daß ich in gequetschten, kastrierten Fruchtknoten von *Oenothera Lamarckiana* mehrmals den Ansatz zu künstlicher Parthenogenesis beobachtet habe. Da sind es also wohl die aus den getöteten Nuzelluszellen stammenden Wundhormone gewesen, die die parthenogenetische Entwicklung auslösten. Man wird daraus schließen dürfen, daß die normal befruchtungsbedürftige Eizelle nicht auf eine bestimmte Eigenart der Teilung auslösenden Hormone angewiesen und auch für die aus den absterbenden Synergiden stammenden Nekrohormone empfindlich ist. Eine andere Frage ist es freilich, ob diese Empfindlichkeit auch noch den unbefruchtet gebliebenen, alternden Eizellen zukommt. Eine solche Annahme wird wohl in der Regel nicht zutreffen; die Nekrohormone werden nicht rechtzeitig gebildet werden“ (HABERLANDT 1921b; vgl. auch 1922b, S. 165).

Auch die mit Aposporie verbundenen Fälle von Parthenogenesis führen zur Ausbildung eines Embryosackes von normalem Aussehen. Solche Fälle sind vor allem durch die Untersuchungen ROSENBERGS (1908) an Hieracien bekannt geworden. Es wird eine in der Nähe der Tetrade liegende Zelle, die der Epidermis des Nuzellus oder einer Zelle der Chalazagegend angehört, zu dem natürlich diploiden Embryosack. Es ist für die phylogenetische Entstehung der aposporischen Embryosäcke von Bedeutung, daß gewisse Erscheinungen, an die sich die Aposporie bei *Hieracium* anknüpfen läßt, wiederholt in und außerhalb der Familie der Compositen zur Beobachtung gelangt sind. Es sei da zunächst *Aster sibiricus* angeführt, wo PALM (1914) die Bildung von vier Tetraden beobachtet hat, deren weitere Entwicklung aber in den meisten Fällen gestört war. In einem Falle sah er nun: „Eine der Epidermiszellen des Nuzellus scheint nämlich in die Tetrade hineinzuwachsen, wo sie vermutlich die normalen Tetradenzellen verdrängt“. In einem anderen Falle wurde eine normale Tetrade durch einen Embryosack verdrängt, „dessen Ursprung wahrscheinlich in einer Zelle der Chalaza, nahe der Basis der Tetrade zu suchen ist“. Einen sehr deutlichen Anlauf beobachtete auch HABERLANDT (1923a) bei *Antennaria dioica*. Eine oder mehrere Zellen in der Chalazagegend konnten eine ungewöhnliche Größe erreichen. „Diese Zellblasen waren plasmareich und meist mehrkernig, wobei die Kerne mit ihren großen Nukleolen ganz das Aussehen von Embryosackkernen besaßen.“ Er bildet auch (Abb. 59, Fig. 5) einen Schnitt ab, wo der ganze Nuzellus einer Samenanlage abgestorben war und in der

Chalaza eine achtkernige Zelle lag, die einem Embryosacke glich. Es kann auch eine Abnormität zur Erklärung der Aposporie herangezogen werden, die EICHINGER (1907) bei *Adoxa moschatellina* beobachtete, nämlich einen in der Chalazagegend liegenden Embryosack; ferner das von SAMUELSSON (1914) beobachtete Auftreten einer plasmareichen Zelle, die das Aussehen einer Embryosackmutterzelle hatte, in der Chalaza von *Empetrum nigrum*.

6. Adventivembryonie

Eine unter den Angiospermen häufige und verbreitete Erscheinung ist die Bildung eines Embryos, der sich wohl im Embryosacke entwickelt, aber extrasaccalen Ursprunges ist. Diese Adventivembryonen können ihrer Entstehung nach dem Nuzellus oder einem Integumente entstammen. Eine Bildung aus der Chalaza ist bis jetzt nicht bekannt geworden und aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich.

Die Entwicklung der Adventivembryonen geht gewöhnlich in der Weise vor sich, daß in der Umgebung des Embryosackes Zellen auftreten, die sich durch ihren Inhalt von den Nachbarzellen unterscheiden. Diese Zellen — Embryoinitialen — brauchen nicht unmittelbar mit dem Embryosack in Berührung sein, sie können auch durch einige Zellschichten von ihm entfernt liegen (vgl. Abb. 60, Fig. 2). Dadurch, daß die Partien um die Embryoinitialen verquellen und desorganisiert werden, kommen sie an den Embryosack heran und wölben sich darauf in ihn hinein und durch Zellteilung entsteht eine Sprossung, die das Aussehen eines Embryos hat und zu einem solchen werden kann. Bei aller Ähnlichkeit mit einem Embryo kann der Adventivsproß doch meist als solcher erkannt werden, oft durch die Lage, öfter auch durch eine Zellteilungsfolge, die mit der eines normalen Embryos nicht identisch ist. Ein häufig in vorgeschrittenen Stadien zu beobachtender Unterschied besteht darin, daß den Adventivembryonen ein Suspensor fehlt (vgl. Abb. 60, Fig. 4).

Nicht immer kann man von einer einzelligen Embryoinitialen sprechen. Es können sich auch zwei oder mehr Zellen in das Innere des Embryosackes vorwölben und gemeinsam eine einzige Sprossung bilden. Eine besonders auffällige Sprossung, die mit breiter Basis mit dem Nuzellusgewebe zusammenhängt, beschreibt TÄCKHOLM (1922) an einer *Rosa*-Art;

Es gibt Fälle von Adventivembryonie, wo Befruchtung oder doch mindestens Bestäubung zur Weiterentwicklung angelegter Adventivembryonen notwendig ist. Vor allem gehören hierher die im speziellen Teile dieses Abschnittes näher besprochenen *Funkia ovata*, *Nothoscordum fragrans*, *Citrus aurantium*, *Opuntia vulgaris* u. a., während bei *Caelebogyne ilicifolia*, *Euphorbia dulcis*, *Xanthoxylon Bungei* u. a. die Ausbildung der Sprossungen zu Embryonen ohne Bestäubung vor sich geht. Dieses verschiedene Verhalten wurde von STRASBURGER (1878) in Zusammenhang mit Parthenokarpie oder besser Parthenospermie gebracht. Er sagt von *Nothoscordum fragrans*, das nach seinen Kastrationsversuchen zur ersteren Gruppe gehört: „*Nothoscordum fragrans* besitzt eben nicht die Fähigkeit seine Samen ohne Befruchtung zu reifen, diese Fähigkeit müßte aber zu derjenigen der adventiven Keimbildung hinzukommen, um die Zeitigung der Adventivkeime in unbestäubten Blüten

zu gestatten. Beide Eigenschaften vereint nun in der Tat *Caelebogyne ilicifolia*; sie vermag einerseits Adventivkeime aus dem Nuzellargewebe zu erzeugen, andererseits aber auch sogenannte taube Samen zu bilden. Haben sich in dem tauben Samen Adventivkeime entwickelt, so liegt ein „keimfähiger Samen“ vor uns, wie er für *Caelebogyne* beschrieben wurde“. STRASBURGER hat diese Äußerung lange vor Entdeckung der sogenannten doppelten Befruchtung getan und ist später, wie es scheint, nicht mehr auf die Frage zurückgekommen. Es ist wohl wahrscheinlicher, daß die Bedeutung der Befruchtung für die Entwicklung der Adventivembryonen darin zu sehen ist, daß durch sie die Bildung des Endosperms ausgelöst wird und dieses die Voraussetzung für die Entwicklung eines Adventivsprosses zum Embryo liefert. Allerdings ist doppelte Befruchtung bis jetzt nur für eine einzige hierhergehörige Pflanze nachgewiesen, nämlich für *Allium odorum*. Bei anderen Pflanzen wissen wir nichts über die Auslösung der Endospermentwicklung. Bei denjenigen Pflanzen, wo sich die Adventivkeime unabhängig von der Bestäubung entwickeln, scheint jedoch auch eine Abhängigkeit von der Endospermbildung zu bestehen; denn gewöhnlich wird berichtet, daß sich zur Zeit, da sich die Keime vorwölben und teilen, auch schon Endospermbildung begonnen hat. Bei diesen Pflanzen wird also diese nicht durch die Befruchtung, sondern auf andere Weise ausgelöst.

Damit kommen wir zu der Frage, wodurch bei Adventivembryonie überhaupt die Entwicklung sowohl des Endosperms als des Adventivsprosses ausgelöst wird. Daß Endospermbildung unter der Einwirkung ganz bestimmter äußerer Umstände, höherer Temperatur, verschiedener Lösungen, unabhängig von der Befruchtung eintreten kann, in einzelnen Fällen sogar die Eizelle in Teilung tritt, ist schon durch die Versuche SHIBATAS (1902b) an *Monotropa uniflora* gezeigt worden (vgl. S. 322). HABERLANDTS Versuche haben auch bewiesen, daß bei mechanischer Verletzung entstehende Stoffe (Nekrohormone) bei der Adventivembryonie eine Rolle spielen und eigentlich nur einen Spezialfall der nach Verletzungen entstehenden Kallus-Bildungen darstellen. Die Versuche, die von HABERLANDT (1921a) zunächst an *Oenothera Lamarckiana* durch Quetschen und Anstechen von Fruchtknoten vorgenommen wurden, äußerten sich in verschiedenartigen Veränderungen: Auftreten von Zellteilungen in sehr jungen Embryosäcken, Bildung von „Wundendosperm“, sehr selten in Andeutung parthenogenetischer Entwicklung der Eizelle

Erklärung zu Abbildung 60

Abb. 60. Einige Fälle von Polyembryonie. — Fig. 1. Zwei Embryonen im Eiapparat von *Burmannia coelestis*. — Fig. 2—4. Nuzellarembryonen bei *Citrus trifoliata*; Fig. 2. Pollenschlauch, befruchtete Eizelle, in der Nähe derselben Nuzelluszellen mit großem Kern und dichtem Zytoplasma; Fig. 3. Ähnliches Stadium; Fig. 4. Mehrere Embryonen, der Eiembryo an dem Suspensor kenntlich. — Fig. 5 und 6. Entstehung mehrerer Embryonen aus einem aus der befruchteten Eizelle entstandenen, unregelmäßigen Zellkörper bei *Vincetoxicum nigrum*. — Fig. 7—10. *Ulmus americana*. Fig. 7. Embryosack mit mikropylarem Embryo, Endospermkernen in Teilung und eiähnlicher Zelle am chalazalen Ende; Fig. 8 und 9. Embryonen am mikropylaren und am chalazalen Ende des Embryosackes. — Fig. 1 nach ERNST und BERNARD, Fig. 2—4 nach OSAWA, Fig. 5—6 nach GUIGNARD, Fig. 7—9 nach SHATTUCK. — Vergr.: Fig. 1 420 fach, Fig. 2 und 4 270 fach, Fig. 3 400 fach, Fig. 5 290 fach, Fig. 6 216 fach, Fig. 7 380 fach, Fig. 8 475 fach, Fig. 9 760 fach.

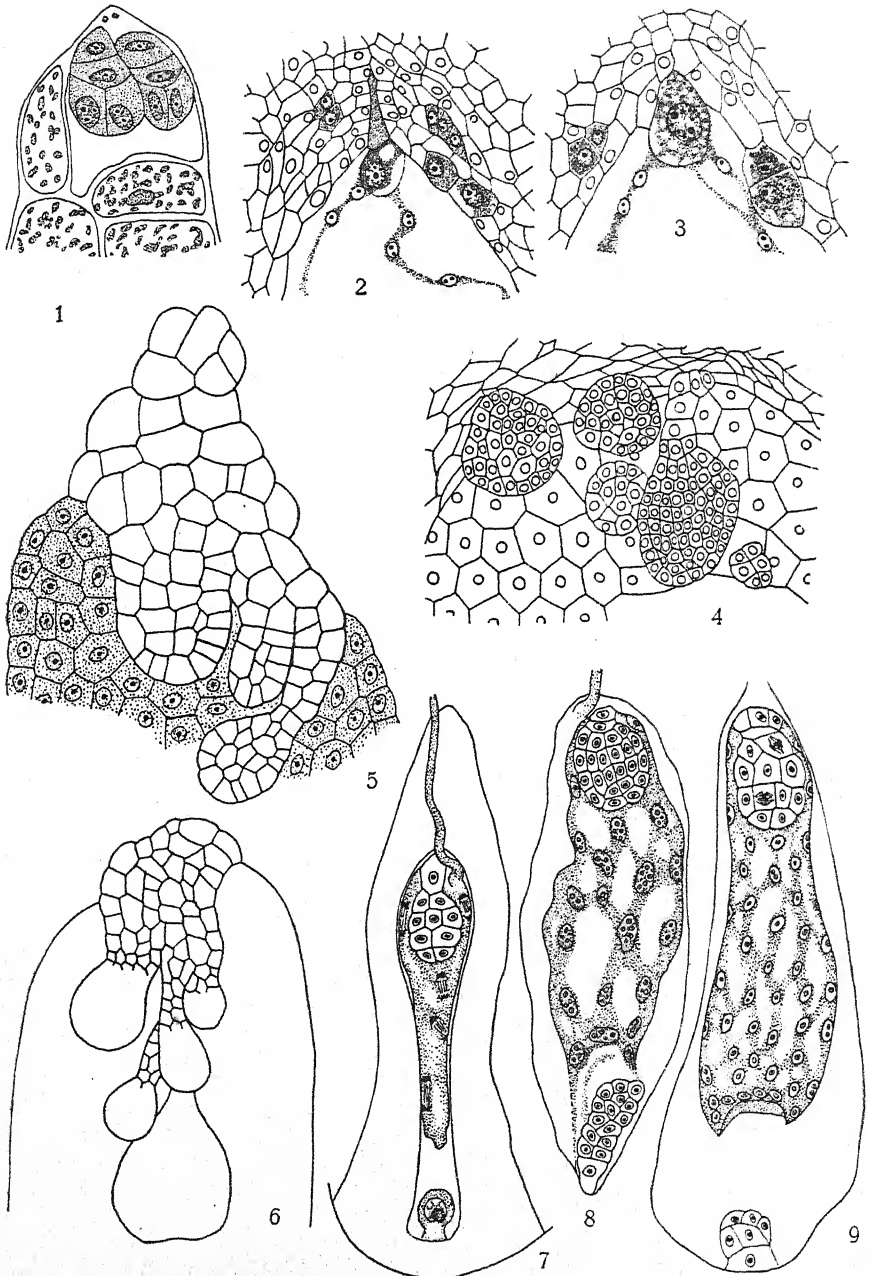


Abb. 60.

(Erklärung nebenstehend)

und in einem Falle in der Bildung zweier Adventivsprosse, die in den Embryosack hineinragten und das Aussehen typischer Embryonen hatten (Abb. 59, Fig. 1, 2). Besonders bedeutsam sind zwei Umstände; zunächst gehört *Oe. Lamarckiana* nicht zu denjenigen Pflanzen, bei denen eine Neigung zur Adventivembryonie angenommen werden kann, wie aus den zahlreichen Untersuchungen, die gerade an dieser Pflanze vorgenommen wurden, hervorgeht. Zweitens war immer ein Endospermbelag vorhanden, wenn Adventivembryonen oder ähnliche Bildungen im Embryosack entstanden waren und zwar waren die Endospermkerne haploid, wie in einigen Fällen festgestellt wurde. Das Ergebnis, das HABERLANDT aus diesen Versuchen zieht, besteht darin, daß durch Nekrohormone im allgemeinen Kallusbildungen entstehen; wenn diese in den Embryosack hineinwachsen, haben sie eine gewisse Tendenz, zu Adventivembryonen zu werden. Es muß jedoch zu den Einwirkungen der Nekrohormone der Einfluß „embryobildender Stoffe“ hinzukommen, wenn sie zu Embryonen werden sollen. Wenn diese Hypothese richtig ist, ist zu erwarten, daß bei manchen Pflanzen als Vorstufen der Adventivembryonen Kallusbildungen auftreten, wenn nämlich „diese für die embryobildenden Hormone nicht oder nicht genügend empfindlich sind“. Es gelang nun HABERLANDT (1922a) solche Vorstufen zu finden. Als die erste Vorstufe betrachtet er solche Fälle, wo in der Nähe von abgestorbenen Zellen eine deutliche Zellvermehrung, aber noch keine Kallusbildungen festzustellen waren. Als nächste Vorstufe das papillöse Vorwölben einzelner Zellen in den Embryosack hinein, die Entstehung von Kalluspolstern und allenfalls das Auswachsen derselben zu ein- und mehrzelligen Haarbildungen. Diese Erscheinungen studierte HABERLANDT an Exemplaren von *Scopolia carniolica*, die unter den ungünstigen klimatischen Verhältnissen Berlins wachsend im Embryosacke oder in der Nähe desselben absterbende Zellpartien aufwiesen. Die von diesen ausgehenden Nekrohormone äußerten sich in der Auslösung parthenogenetischer Endosperm-bildung und in der Anlage der genannten Kallusbildungen, ohne daß jedoch ein wirklicher Adventivembryo zustande kam (vgl. Abb. 59, Fig. 6). Daß dieses Verhalten von echter Adventivembryonie eigentlich nur graduell verschieden ist, macht HABERLANDT dadurch wahrscheinlich, daß auch bei Pflanzen, die regelmäßig Adventivembryonen bilden, wie *Funkia ovata*, in der Nähe der Gewebepolster, die diese erzeugen, absterbende Zellen zu finden sind. „Die Abhängigkeit der Zellteilungen in den nuzellaren Initialzellen der Adventivembryonen von dem Absterben benachbarter Nuzelluszellen spricht sich sehr deutlich in der Richtung aus, in der die neuen Zellwände angelegt wurden“ (vgl. auch Abb. 59, Fig. 6—9). Auch bei einer anderen Pflanze, von der Adventivembryonie seit langem bekannt ist, an *Allium odorum*, ist die Gelegenheit zur Bildung von Nekrohormonen reichlich festzustellen. Der Nuzellus wird nämlich hier schon frühzeitig von dem heranwachsenden Embryosacke verdrängt. Auch das innere Integument fällt in seinen inneren Zellagen schon vor der Ausbildung des Eiapparates der Auflösung anheim, so daß es unter dem Gesichtspunkte der Nekrohormontheorie verständlich erscheint, wenn einzelne Zellen die Anregung zur Neubildung erhalten.

Mit der Nekrohormontheorie ist natürlich die Erscheinung der Adventivembryonie noch lange nicht erklärt. Es entsteht die Frage, warum bei gewissen Pflanzen in bestimmten Partien der Samenanlage

Zelldegeneration eintritt. Wenn wir berücksichtigen, daß unter den Pflanzen, bei denen habituelle Adventivembryonie beobachtet wurde, der weitaus größte Teil Kulturpflanzen sind oder wenigstens unter Bedingungen angepflanzt werden, die von denen ihrer Heimat verschieden sind, liegt es nahe, in der Zelldegeneration, welche die Adventivembryonie auslöst, schädigende Einflüsse der Kultur zu sehen. Leider fehlen Untersuchungen entsprechenden Pflanzenmaterials, das aus der Heimat der betreffenden Pflanzen stammt, vollkommen. Natürlich kann die auslösende Zelldegeneration auch eine Teilerscheinung der Folgen der Bastardierung sein und diese Ursache wird von ERNST (1918, S. 433—473) mit Recht in eingehender Weise erörtert. Als ein Beispiel, wo nicht Kulturschädigung, sondern Bastardierung als tieferliegende Ursache in Betracht kommt, können vielleicht die Rosen aus der Gruppe der *Caninae* gelten, deren Bastardnatur TACKHOLM durch die Untersuchung ihres Chromosomenbestandes nachgewiesen hat. Die Art der Apomixis ist uns leider bei diesen Rosen nicht so bekannt, um ein allgemeines Urteil zu gestatten. Immerhin ist Adventivembryonie diejenige Art der Fortpflanzung, deren Vorkommen in einzelnen Fällen wahrscheinlich gemacht erscheint.

7. Pseudogamie und Merogonie

Auf diese Erscheinungen soll hier nur kurz aufmerksam gemacht und auf die wichtigste Literatur verwiesen werden. Eine ausführliche Besprechung kann deshalb unterbleiben, weil diese Erscheinungen im Pflanzenreiche nicht sicher bewiesen und jedenfalls äußerst selten sind.

Pseudogamie ist eine Form der Parthenogenese, die durch eine vom männlichen Gametophyten (Pollenschlauch) ausgehende Entwicklungserregung ausgelöst wird. Sie fällt also in den weiteren Begriff der induzierten Parthenogenese hinein und umfaßt von dieser nur diejenigen Fälle, wo der Zutritt des Pollenschlauches als spezifischer Reiz für die Weiterentwicklung der Eizelle wirksam ist. Von der Amphimixis unterscheidet sich die Pseudogamie dadurch, daß die Verschmelzung der Gametenkerne unterbleibt. Von den beiden Wirkungen der normalen Befruchtung, der Entwicklungserregung und der Vereinigung der Erbmassen, tritt bei der Pseudogamie nur die erstere auf.

Innerhalb der Angiospermen ist nur ein einziger Fall bekannt, wo durch zytologische Untersuchung das Vorkommen von Pseudogamie wahrscheinlich gemacht wurde, nämlich *Atomosco texana* (PACE 1913). Beobachtet wurden Stadien, wo in der diploiden Eizelle ein Spermakern neben dem Eikern liegt; niemals wurde jedoch eine Verschmelzung beider beobachtet. Vielmehr geht der Spermakern zugrunde, während der zweite Spermakern mit den Polkernen verschmilzt. Die Eizelle teilt sich sehr bald nach dem Eindringen des Pollenschlauches (vgl. im übrigen die Angaben im speziellen Teile). Gegen die Annahme, daß hier induzierte somatische Parthenogenese vorliege, macht WINKLER (1920, S. 169) den Einwand, daß kein experimenteller Nachweis vorliegt, daß in unbestäubten Samenanlagen die Samenbildung unterbleibt, und erweist die Berechtigung zu dieser strengen Beurteilung an einem analogen Fall aus dem Tierreich, einem Nematoden, *Rhabditis aberrans*, wo ebenfalls ein Spermatozoon in die Eizelle eindringt und, ohne mit dieser zu verschmelzen, degeneriert.

Aber nicht nur diese Eier, sondern auch diejenigen, in welche kein Spermatozoon eingedrungen ist, entwickeln sich weiter.

Im übrigen ist Pseudogamie nur als Hypothese herangezogen worden, um diejenigen Fälle zu erklären, in welchen einseitig mütterliche Vererbung im Anschluß an fremdartige Bestäubung beobachtet wurde. Vgl. diesbezüglich die von ERNST (1918, S. 366—400) und WINKLER (1920, S. 170—178) angegebene und besprochene Literatur. Gezwungen in diesen Fällen Pseudogamie anzunehmen sind wir nicht, weil es noch andere Wege gibt, welche nachgewiesenermaßen zur Erzeugung rein mütterlicher Bastarde führen können. Vor allem gibt es sichere Bastarde, welche metromorph oder in hohem Maße metroklin sind. Ferner ist eine Anzahl Fälle bekannt, wo die Weiterentwicklung von Adventivembryonen an den vom Pollenschlauche ausgeübten Reiz geknüpft ist.

Merogonie, d. i. die Befruchtung eines kernlosen Eiplasmas durch einen männlichen Gametenkern, ist eine innerhalb der Angiospermen völlig zweifelhafte Erscheinung¹⁾. Dem Experiment ist die Eizelle der Angiospermen naturgemäß nicht zugänglich, so daß uns diese Methode versagt ist, die am sichersten Merogonie erweisen kann. Innerhalb der Angiospermen wurde Merogonie von GOLDSCHMIDT (1912) zunächst als Hypothese zur Erklärung der Patroklie der Bastarde von *Oenothera biennis* und *muricata* herangezogen und die zytologischen Untersuchungen dieses Forschers schienen diese Vermutung zu bestätigen, da beim jungen Keimling zunächst nur der haploide Chromosomenbestand gefunden wurde. Mit Rücksicht auf die hochgradige Patroklie schien es somit wahrscheinlich, daß der Eikern ausgemerzt wurde und der Spermakern allein einen anfangs haploiden Embryo erzeugte. Zur Erklärung der diploiden Chromosomenzahl des Bastardes müßte eine regenerative Verdoppelung des haploiden Chromosomenbestandes angenommen werden. Die auf Anregung GOLDSCHMIDTS unternommene genaue Untersuchung des Befruchtungsvorganges durch RENNER (1915) hat indessen die Vermutungen und vorläufigen Ergebnisse nicht bestätigt. RENNER gelang es, die Kernverschmelzungen und die ersten Embryonalstadien der beiden reziproken Kreuzungen von *Oe. biennis* und *muricata* so vollständig zu verfolgen, daß dieser Fall von Merogonie endgültig abgetan schien. Auch die Untersuchung STRASBURGERS (1909a), der mit derselben Fragestellung den Befruchtungsverlauf bei *Fragaria virginiana* nach Bestäubung mit *elatior*-Pollen untersuchte, hat zu demselben Ergebnis geführt.

Später hat aber GOLDSCHMIDT (1916) die zytologischen Untersuchungen über die so wichtige Frage der Merogonie an anderem *Oenotheren*-Materiale, das ebenfalls patroklie Vererbung bei Kreuzung aufwies, wieder aufgenommen. Die Bilder, die er von den ersten beiden Teilungen der befruchteten Eizelle erhielt, schienen ihm dafür zu sprechen, daß tatsächlich eine Ausmerzung des mütterlichen Chromatinanteiles stattfindet. In der Telophase des ersten Teilungsschrittes der befruchteten Eizelle bleibt der der Basalzelle (Suspensorzelle) zugehörnde Kern unverändert, während in dem Kern der Apikalzelle (Embryozelle) das

¹⁾ Nicht um Merogonie in diesem Sinne, aber doch um einen Fall, wo in rein weiblichem Zytoplasma nur männliche Kernsubstanz auftritt, handelt es sich bei einer Pflanze, die M. NAVASCHIN (1927) in der Nachkommenschaft aus der Kreuzung *Crepis tectorum* ♀ × *alpina* ♂ auffand.

mütterliche Chromatin zugrundegeht. Die Chromatin-Elimination, die übrigens auch manchmal erst während des zweiten Teilungsschrittes vollendet zu werden scheint, hätte somit denselben Verlauf, wie er bei gewissen metro- oder patroklinen Seeigel-Bastarden beschrieben wurde. Beobachtungen, welche die Wiederherstellung der somatischen Chromosomenzahl belegen würden, legt GOLDSCHMIDT nicht vor. Er erklärt übrigens selbst diese Befunde für noch nicht genügend, um die Merogonie als sicher hinzustellen, aber immerhin für ausreichend, um zu beweisen, daß sie vielleicht doch vorkommt.

8. Polyembryonie

Die Bildung mehrerer Embryonen in einem Samen ist vielfach beobachtet. Wie diejenigen Untersuchungen, die sich mit der Entwicklungsgeschichte dieser Erscheinung befaßt haben, zeigten, ist diese Erscheinung auf ganz verschiedene Ursachen zurückzuführen. Die folgende Besprechung soll nun diese Ursachen in Kürze erörtern, wobei wir die ERNSTSche Einteilung der Polyembryonie zugrunde legen. ERNST (1918, S. 436; vgl. auch 1901) unterscheidet zunächst unechte und echte Polyembryonie, je nachdem die Embryonen in mehreren oder in einem Embryosacke entstehen.

A. Unechte Polyembryonie.

1. Die Embryosäcke, die die Embryonen erzeugen, gehören verschiedenen Nuzellis an. Diese Fälle haben den Charakter des Abnormen, Teratologischen und kommen entweder dadurch zustande, daß

- a) zwei oder mehrere unvollkommen entwickelte Samenanlagen mit je einem Embryosacke verschmelzen, oder dadurch,
- b) daß sich die Anlage des Nuzellus innerhalb der Integumente teilt.

Beispiele: a) *Iris sibirica* (LUERSEN 1882), *Corytholoma cyclophyllum* (V. LAURENT 1923), *Orchis morio* (SCHACHT 1850, Taf. III, Fig. 18), *Gymnadenia conopsea* (STRASBURGER 1878), *Platanthera chlorantha* (AFZELIUS 1922); hierher gehören auch *Viscum* und *Razoumofskyia* (WEIR 1914), wo eigentlich die Polyembryonie eine habituelle Eigenschaft ist, da hier keine Samenanlagen differenziert sind und gewissermaßen mit der Plazenta ein einheitliches Gebilde ausmachen.

b) Als Monstrosität beobachtete HOFMEISTER (1858, S. 98), daß bei *Morus* häufig „ungekrümmte Eychen vorkamen, deren inneres Integument zwei Eykerne umschließt: offenbar eine Gabelung des Endes des Eysproßchens“. FISHER (1914) beschreibt an Gewächshausexemplaren von *Peperomia verticillata* und vereinzelt auch *blanda* gelappte Samenanlagen; einer der Lappen enthielt einen Embryosack, der andere war meist steril, in wenigen Fällen waren beide fertil. Vgl. ferner die Angabe bei GIBBS (1907) über *Cerastium glomeratum*. Ob auf diese Weise tatsächlich Polyembryonie zu-

stande kommt, ist nicht sicher¹⁾. Nach HANAUSEK (1895) bei *Coffea* Polyembryonie durch Teilung des Nuzellus. — Naturgemäß ist die Unterscheidung der unter a und b zu rechnenden Fälle oft unsicher und am reifen Samen oft vollkommen undurchführbar.

2. Nuzellus einer Samenanlage mit mehreren Embryosäcken, die aus verschiedenen Mutterzellen eines mehrzelligen Archespors oder aus Makrosporen derselben Mutterzelle hervorgegangen sind. Zwei oder mehrere Embryosäcke in derselben Samenanlage sind eine häufige Erscheinung, die aus dieser Ursache hervorgehende Polyembryonie ist jedoch selten festgestellt. So bei *Cheiranthus cheiri* (SCHACHT 1858, S. 202), *Peperomia pellucida* (D. S. JOHNSON 1914), *Taraxacum officinale* (SCHWERE 1896), *Trifolium pratense* (JÖNSSON 1883), *Lychnis alba* × *flos cuculi* (COMPTON 1912) usw.
3. Aposporische und sporische Embryosäcke, wie sie bei apomiktischen Hieracien in demselben Ovulum vorkommen, können Polyembryonie bewirken.

B. Echte Polyembryonie.

1. Intrascacaler Ursprung der Embryonen.

- a) Aus der Eizelle eines normal gebauten Eiapparates geht ein Zellkörper hervor, aus welchem mehrere Proembryonen hervorsprossen. Beispiele: *Vincetoxicum officinale* und *nigrum* (SEEFELDNER 1912, GUIGNARD 1922a), *Tulipa Gesneriana* (ERNST 1902); vgl. auch Abb. 60, Fig. 5, 6.
- b) Aus der Eizelle geht zunächst ein fadenförmiger Proembryo hervor, dessen Endzelle sich durch Längsspaltung in zwei Anlagen eigentlicher Embryonen teilt. Gelegentlich beobachtet bei *Empetrum nigrum* (SAMUELSSON 1913, S. 172), *Nymphaea advena* (COOK 1902), *Crotalaria incana* (COOK 1924, S. 443).
- c) Aus einem normal gebauten Eiapparat gehen nicht nur der Eiembryo, sondern auch ein oder zwei Synergidenembryonen hervor. Wiederholt beobachtet bei: *Iris sibirica* (DODEL 1891), *Lilium martagon* (E. OVERTON 1891), *Najas major* (GUIGNARD 1901a), *Allium odorum* (HEGELMAIER 1897), *Aconitum napellus* (OSTERWALDER 1898a), *Alchemilla alpina*, *sericata* (MURBECK 1902a), *Hieracium* sp. sp. (MURBECK 1904, SCHNARF 1919) u. a.
- d) In dem dreizelligen Eiapparat keine typische Differenzierung von Eizelle und Synergiden; mehr als eine dieser Zellen wird zum Embryo: *Burmannia coelestis* (ERNST 1909); vgl. auch Abb. 60, Fig. 1.

¹⁾ Bei *Solanum tuberosum* beobachtete YOUNG (1922) zwei in demselben Nuzellus liegende Embryosäcke, die durch steriles Gewebe voneinander getrennt waren. Das abnorme Ovulum betrachtet der Autor „as a case of proliferation or doubling, analogous on the hypertrophied condition known as fasciation sometimes observed in stems and other organs“.

- e) Ausbildung von zwei oder mehr potentiellen Eizellen. In der älteren Literatur als gelegentliche Ausnahmeerscheinungen angeführt für *Sinningia Lindleyana* (STRASBURGER 1878)¹⁾ und *Gomphrena decumbens* (FISCHER 1880). Neuere Angaben: *Delphinium elatum* (PERSIDSKY 1924); vgl. ferner die Angaben CAVARAS (1899) über *Thea chinensis*.
 - f) Entstehung von Embryonen aus Antipoden; *Hieracium flagellare* (ROSENBERG 1908, S. 163), *Allium odorum* (vgl. die Literatur im speziellen Teile).
 - g) Entstehung aus Endospermzellen: *Hieracium excellens* (ROSENBERG 1908, S. 160), *aurantiacum* (SCHNARF 1919). Die früher hierhergezählten Fälle von *Balanophora*, *Helosis* und *Dendrophthora* sind durch die Untersuchungen ERNSTS (1913, 1914; vgl. ferner 1918, S. 438) mindestens sehr unsicher geworden.
2. Extrasaccaler Ursprung mehrerer Embryonen: siehe Adventivembryonie (S. 469).

Diese Übersicht zeigt, daß die Art und Weise, wie Polyembryonie zustande kommt, äußerst verschieden ist. Allgemeine Gesichtspunkte können sich unter solchen Umständen nicht ergeben. In vielen Fällen hat die Polyembryonie nur den Charakter einer gelegentlich vorkommenden Abnormität. Habituell ist sie nur in den Fällen der Embryonalsprossung und der Adventivembryonie, wo sie häufig auftritt. Nicht immer führt die Polyembryonie zur Ausbildung mehrerer keimfähiger Embryonen. Im Gegenteil ist es viel häufiger, daß aus der Konkurrenz mehrerer Keimlinge schließlich einer als Sieger hervorgeht und nur eine Keimpflanze entsteht.

9. Spezieller Teil:

Vorkommen von Apomixis und Polyembryonie²⁾

Alnus. Bei *Alnus alnobetula* fand WOLPERT (1910) vereinzelt zwei Embryonen unklarer Entstehung.

Quercus. Bei *Qu. pedunculata* nach STENZEL (1890) Polyembryonie. Diese ist nicht häufig, aber wegen der mannigfaltigen Lage der Keimlinge bemerkenswert; ihre Entstehung ist nicht aufgeklärt. Bei *Qu. alba* hat HARVEY (1917) das Auftreten zweier kräftiger Keime in einem Samen beobachtet.

¹⁾ Die Angabe über *Santalum album* (STRASBURGER 1878) hat STRASBURGER (1885) selbst richtiggestellt.

²⁾ Nicht berücksichtigt werden im folgenden Verzeichnis solche Fälle, wo Zwillingsskeimlinge zur Beobachtung gelangten, d. s. Keimlinge, die untereinander verwachsen sind. Solche Fälle hat BRAUN (1860) nach eigenen und fremden Befunden angeführt bei *Fagus silvatica*, *Ranunculus lanuginosus*, *Celosia cristata*, *Euphorbia helioscopia*, *Tropaeolum majus* und *Cassia tomentosa*. Ferner sind eine Anzahl Angaben, die BRAUN gesammelt hat und die auf die Möglichkeit von „Parthenogenese“ hindeuten, nicht in das folgende Verzeichnis aufgenommen worden. Sie mögen hier angeführt werden: *Sorocea Hilarii*, *Pistacia Narbonnensis*, *Salix pentandra*, *Phoenix acaulis* (BRAUN 1960, S. 197f.), *Xanthoxylon Bungei*, *alatum*, *Dodonaea hexandra*, *Aberia Caffra*, *Carica Papaya*, *Ficus Ercocaria marginata* (lt. Angaben BRAUNS in HANSTEIN 1877).

Salix. *S. aurita* ist nach BLACKBURN und HARRISON (1924) „more or less apomictical“. In der Pollenentwicklung fanden die Autoren wohl ziemlich normale heterotypische, aber gestörte homöotypische Teilung. Die Menge des guten Pollens schwankte zwischen 8 und 80 Prozent. Die Autoren vermuten hybride Entstehung.

Dorstenia. MODILEWSKY (1908a) hält *D. drakeana* und *contrayerva* für sicher parthenogenetisch. Als Beweise führt er an: Pollenschläuche wurden nicht beobachtet; kastrierte Blüten erzeugten mehrere Samen; auf den Narben der nicht kastrierten Blüten nie Pollenkörner.

Ficus. CUNNINGHAM (1889) fand bei *F. Roxburghii* Nuzellar-embryonie, die durch den Stich von *Eupristis* ausgelöst werden soll. In den Embryosäcken soll weder ein Eiapparat noch Antipoden ausgebildet werden. — TREUB (1902) hält *F. hirta* für parthenogenetisch, weil er niemals Pollenschläuche in den Fruchtknoten eindringen sah, weil ferner die Endospermkerne sich niemals mitotisch teilen sollen und der Eiapparat nicht die gewöhnliche Differenzierung zwischen seinen Zellen aufweist. Der Embryo geht sicher aus der Eizelle hervor. Die Pollenentwicklung verläuft normal und der Pollen treibt auf der Narbe kurze Schläuche. Über die erste Entwicklung des Embryosackes fehlen Angaben. — Bei *F. carica* wurde wiederholt apomiktische Fortpflanzung angegeben (vgl. diesbezüglich die ältere bei WINKLER 1908, S. 334, angegebene Literatur). Diese Angaben sind durch die Beobachtungen LONGOS (1905b) unwahrscheinlich geworden, der stets den Pollenschlauch bis zur Eizelle vordringen sah. Vielleicht findet aber doch bei gewissen Rassen eine apomiktische Fortpflanzung statt. Denn LECLERC DU SABLON (1910) beobachtete, daß die Smyrnafeige in Toulouse, wo *Blastophaga* fehlt, mehrere Jahre hindurch normal Feigen erzeugte, deren Samen Embryonen und Endosperm enthielten und auch keimfähig waren. Derselbe Autor hatte übrigens schon früher (1908) in den weiblichen Blüten von *Caprificus* eine von der normalen in mancher Hinsicht stark abweichende, parthenogenetische Endospermbildung beschrieben, die nur in denjenigen Blüten auftrat, wo von *Blastophaga* ein Ei abgelegt worden war. — TISCHLER (1913) bestätigte an in Heidelberg kultivierten Feigen den Befund LONGOS, daß keine Apomixis stattfindet. Er sah aber, daß sich bei ausbleibender Befruchtung die Eizelle ungewöhnlich vergrößern und vereinzelt eine Weiterentwicklung zeigen kann. In einem Falle hatte sich nämlich der Eikern ohne anschließende Wandbildung geteilt und es war eine große Eizelle entstanden, die 132 Kerne in einem plasmatischen Wandbelag enthielt. Es liegt also hier wohl ein Beispiel für generative Parthenogenesis vor, die jedoch zu einem ganz abnormen Embryo führt. Häufiger als diese Erscheinung ist eine apomiktische Endospermbildung, die öfters ohne nachweisbaren äußeren Reiz zustande kommt.

Humulus. Die Vermutung, daß bei *H. lupulus* apomiktische Fortpflanzung stattfindet, rührt von KERNER (1898, S. 419) her; der an weiblichen Pflanzen, die weit von jeder männlichen entfernt waren, die Erzeugung von Samen feststellte, die keimfähig waren und wieder nur weibliche Pflanzen lieferten. Andererseits sprechen die Angaben ZINGERS (1898) und WINGES (1914) für normal sexuelles Verhalten, da von beiden das Eindringen eines Pollenschlauches in die Samenanlage beobachtet wurde. WETTSTEINS (1925) Untersuchungen an Material der nämlichen

Örtlichkeit, das KERNER untersucht hatte, ergab hingegen wieder folgendes: In Glaszylindern isolierte blühende Zweige, die sicher keine vereinzelt männlichen Blüten enthielten, ergaben apomiktische Früchte. Mit Rücksicht auf die Ergebnisse ZINGERS und WINGES, die niemals Adventivembryonen beobachteten, müssen wir daher annehmen, daß bei manchen Exemplaren des Hopfens somatische Parthenogenesis auftritt. Diese Parthenogenesis erscheint nach diesen Ergebnissen in dem Sinne fakultativ, daß sie nur an Exemplaren einer ganz bestimmten Gegend festgestellt werden konnte. Möglicherweise ist aber die fakultative Parthenogenesis beim Hopfen weiter verbreitet. In diesem Sinne läßt sich vielleicht das Zahlenverhältnis der Geschlechter erklären, das WINGE (1923) bei Bestäubungs- und Kulturversuchen erhielt und das ein ganz auffallendes Überwiegen der weiblichen Exemplare gegenüber den männlichen ergab. Wenn auch diese Präponderanz der weiblichen Nachkommenschaft bei den verschiedenen Versuchsreihen Schwankungen unterlag, war sie doch immer vorhanden und vor allem viel bedeutender als bei den anderen gleichzeitig untersuchten diözischen Pflanzenarten.

Humulus lupulus ist noch in anderer Hinsicht von Interesse. Bestäubungsversuche, die WINGE (1917, S. 241f.) an vor dem Aufblühen isolierten, weiblichen Blüten vornahm, zeigten, daß nach dem Bestäuben mit dem Pollen von *Urtica dioica*, *U. urens* und *Cannabis sativa* gute Samen, die Embryonen enthielten, entstanden. Auch Pollen von *Pilea cynocrambe* und *Peperomia resedaeflora* schien die Bildung einiger weniger kleiner Embryonen zu erzielen, wogegen Behandlung mit Äther und einem wässrigen Auszug aus Hopfenpollen negatives Resultat hatten; auch Kontrollversuche an dauernd isolierten Blüten führten zu keiner Embryobildung, was nach dem früheren auffällig ist. Die Aussaat der bei der fremdartigen Bestäubung erzielten Früchte verlief negativ, da die Embryonen, wie gelegentliche Untersuchung zeigte, früher oder später abstarben.

Die Richtigkeit dieser Versuche erscheint durch die Versuche bestätigt, die TOURNOIS (1911, 1914) im Jahre 1910 und 1911 gemacht hat. Weibliche Blütenstände wurden isoliert und ein Teil derselben mit Pollen von *Cannabis sativa* und *Humulus japonicus* belegt. Diese zeigten fast gleiche Ausbildung wie bei normaler Bestäubung, während die unbestäubten vertrockneten. Die histologische Untersuchung stellte in den meisten Fällen die Anwesenheit mehr oder weniger stark entwickelter Embryonen fest, welche bald auf einige Zellen beschränkt waren, bald aus einem massiven Zellkörper von 0,5 mm Durchmesser bestanden. Zur Zeit der Untersuchung waren die Embryonen zum Teil lebendig, meist aber waren sie abgestorben. Endosperm bildung war nicht festzustellen; der sekundäre Embryosackkern hatte sich entweder überhaupt nicht geteilt oder die Endosperm bildung war auf einige wenige Zellen beschränkt geblieben, die rasch zugunsten des Embryos resorbiert wurden.

In beiden Versuchsjahren wurden im ganzen übereinstimmende Ergebnisse erzielt. Die wichtigste Frage ist natürlich die, ob wirklich Befruchtung die Embryobildung bewirkt hat. Hinsichtlich *Humulus japonicus* glaubt TOURNOIS diese Frage bejahen zu können. Denn er sah in bestimmten Präparaten den Pollenschlauch in der Nähe der Eizelle und in einem Falle sogar weit vorgeschrittene Kernverschmelzung. In mit Hanfpollen bestäubten Blüten konnte er jedoch keine deutlichen

Verschmelzungen feststellen. Dagegen beobachtete er hier zwei in anderer Hinsicht interessante Stadien, nämlich einen Pollenschlauch, der in dem einen Falle bei einem vier-, in dem anderen bei einem zweizelligen Embryo lag. In beiden Fällen enthielt der Pollenschlauch zwei färbbare Massen, vermutlich die Spermakerne. Somit kann der japanische Hopfen den gewöhnlichen Hopfen befruchten, wogegen der Pollen des Hanfes generative Parthenogenesis auslöst. Zugunsten dieser Auffassung spricht die Tatsache, daß die mit Hanfpollen erzeugten Embryonen kleinere Zellkerne haben als die normalen Embryonen, während die nach Bestäubung mit dem Pollen vom japanischen Hopfen entstandenen den normalen gleichen (TOURNOIS 1914).

Ulmus. Bei *U. americana* hat SHATTUCK (1905) in mehreren Fällen Antipodenembryonen beobachtet, die vermutlich aus einem befruchteten „Antipodial-Ei“ hervorgegangen waren (vgl. Abb. 60, Fig. 7—9). In einem Falle ein zweiter Embryo in der Mikropylargegend. Unechte Polyembryonie kann auch durch die Bildung zweier Embryosäcke entstehen, da in diesen wohlausgebildete und wahrscheinlich befruchtete Eizellen beobachtet wurden.

Elatostema. Unter den Urticaceae¹⁾ ist nach MODILEWSKI (1908a) *E. sessile* parthenogenetisch. Nach diesem Autor entwickelt sich wahrscheinlich die weibliche Archesporozelle direkt zum Embryosack wie bei *Antennaria alpina*. Die Polkerne vereinigen sich nicht, sondern bilden, jeder für sich in Teilung tretend, nukleares Endosperm. Diese Angaben wurden von STRASBURGER (1910a) bestätigt, der auch feststellte, daß die Reduktion der Chromosomen vollständig ausgeschaltet wird. Somit liegt bei *E. sessile* sichere somatische Parthenogenesis vor.

Im Gegensatz zu dieser Art ist *Elatostema acuminatum* partiell apomiktisch wie STRASBURGER (1910a) gezeigt hat. Aus der Embryosackmutterzelle gehen entweder mittels normaler Reduktionsteilung Tetradenzellen hervor, deren eine zum achtkernigen Embryosack wird, oder es geht die Embryosackmutterzelle, nachdem sie Prophasen der heterotypischen Teilung passiert hat, zur vegetativen Teilung über. In letzterem Falle entsteht entweder aus ihr eine tetradenartige Gruppe von meist vier Zellen, von denen eine oder zwei zu Embryosäcken werden, oder sie entwickelt sich direkt zum diploiden Embryosack. Das letztgenannte Verhalten überwog in dem Material STRASBURGERS. Die fertigen, auch schon von TREUB (1906) beschriebenen diploiden Embryosäcke bilden meist nur vier Kerne von wechselnder Lagerung aus: z. B. zwei Kerne oben und zwei am unteren Pole oder zwei in einer unteren Plasmamasse und zwei wandständige in halber Höhe des Embryosackes oder drei am oberen Pole, einem Eiapparat ähnlich gelagert, und darunter ein freier; auch fünfkernige Embryosäcke wurden gesehen usw. Aus einem der unregelmäßig verteilten Kerne geht der Embryo hervor, die anderen Kerne teilen sich zunächst ohne Wandbildung weiter und liefern ein Endosperm, das schließlich die ganze Embryosackhöhlung ausfüllt. Nach diesem von TREUB und STRASBURGER übereinstimmend beschriebenen Verhalten der ohne Reduktionsvorgang er-

¹⁾ Die Vermutung, daß *Urtica pilulifera* parthenogenetisch sei, wurde von NICOLAS (1915) richtiggestellt. Sie beruhte darauf, daß die unbefruchteten weiblichen Blüten, vollständig das Aussehen befruchteter Blüten erhalten, aber niemals Früchte bergen, also auf Parthenokarpie.

zeugten Embryosäcke kann man am ehesten von somatischer Apogamie sprechen, da es zur morphologischen Ausbildung einer Eizelle nicht kommt. Daß vielleicht doch einem der Kerne oder Zellen Keimzellcharakter zukommt, läßt sich aber aus dem Umstand erschließen, daß in jedem Embryosack nur ein Embryo entsteht, wie sowohl TREUB als auch STRASBURGER festgestellt haben. Wenn nach ersterem in einer Samenanlage zwei Embryonen auftraten, gehörten sie zwei verschiedenen Embryosäcken an, die sich bisweilen in derselben Samenanlage ausbilden. Die Pollenentwicklung zeigt nach STRASBURGER normale Reduktion und nur in späteren Stadien können Störungen auftreten.

Über die auffallend verschiedenen Verhältnisse bei *E. sessile* und *acuminatum* vgl. die Bemerkung von ERNST (1918, S. 307, Fußnote).

Piper. SUESSENGUTH (1919, S. 24) beobachtete bei *P. cornifolium* Polyembryonie. Nähere Angaben liegen nicht vor.

Houttuynia. Bei *H. cordata* tritt nach SHIBATA und MIYAKE (1908) die Embryosackmutterzelle in Synapsis, aber es folgt vielfach keine Reduktion der Chromosomen. Die beiden Tochterzellen teilen sich manchmal gleichzeitig zur Bildung von vier Tetraden oder es teilt sich nur die untere. Somit Embryosackentwicklung nach dem Muster von *Alchemilla*. Neben der Bildung diploider Embryosäcke scheint es auch zur Bildung haploider zu kommen. Die Polkerne verschmelzen. Erst nach fast abgeschlossener Endosperm Bildung teilt sich die Eizelle. Also somatische Parthenogenese und zwar wahrscheinlich fakultativ vorkommend. — Die Pollenentwicklung zeigt Synapsis, dann eine Diakinese mit ungepaarten Chromosomen. Es wird nur eine Zellteilung durchgeführt, nach welcher die Kerne in das Ruhestadium treten. Eine weitere Zellteilung kommt gewöhnlich nicht vor. Der einen Zellteilung kann auch eine amitotische Kernteilung der Pollenmutterzelle vorausgehen. — Die Chromosomenzählungen, die jüngst von SÖDERBERG (1927) bei *H. cordata* durchgeführt wurden, lassen jedoch die Parthenogenese bei dieser Pflanze zweifelhaft erscheinen. SHIBATA und MIYAKE meinten in der Diakinese der Embryosackmutterzelle ca. 50 Einzelchromosomen gefunden zu haben und glaubten, daß diese ihrer Ansicht nach diploide Zahl im ganzen Entwicklungszyklus auftrete. Im Gegensatz dazu fand nun SÖDERBERG in vegetativen Zellen $2x = 100-104$ und in der Diakinese ca. 50 deutliche Gemini.

Dendrophthora. Nach YORK (1913) pflanzen sich *D. opuntioides* und *gracile* apomiktisch fort. Wie bei ersterer Art festgestellt wurde, zeigt die Embryosackmutterzelle wohl ein Synapsisstadium, es findet aber keine Reduktion statt. Der aus der chalazalen Dyade entstehende, U-Gestalt annehmende Embryosack enthält sieben oder acht Kerne, die nach dem Autor „are apparently formed amitotically“ (!). Die Kerne sind in der Weise verteilt, daß zwei die Antipoden, zwei die Polkerne und drei oder vier den Eiapparat bilden. Der Embryo soll bei *D. opuntioides* auf folgende Weise entstehen: Aus der Eizelle entsteht eine Gewebsmasse, in der eine zentrale Zelle den Embryo und die übrigen das Endosperm bilden. Bei *D. gracile* nimmt der Autor an, daß der Embryosack haploid ist, da die Polkerne verschmelzen und aus ihrem Verschmelzungsprodukt ein Zellkörper hervorgeht, der sich in derselben Weise wie bei *opuntioides* in den zentralen Embryo und das periphere Endosperm differenziert. Jedenfalls bedürfen diese beiden Fälle einer

neuerlichen Untersuchung. Vielleicht liegt doch auch hier Embryobildung aus einer Eizelle vor, die sich in das in der Entwicklung vorausgehende Endosperm hineinsenkt, wie bei *Balanophora* (ERNST 1914), an welche auch manche andere Verhältnisse erinnern.

Balanophora. Die bestimmte Angabe über Apomixis in der Gattung *B.* rührt von TREUB (1898) her, der bei *B. elongata* aus dem Fehlen von Pollen und Pollenschläuchen an der Blüte und der eigentümlichen Bildungsweise des Embryos, die, wie er annahm, aus dem Endosperm erfolgt, auf Apogamie schloß. Die Ergebnisse TREUBS wurden von LOTSY (1899) bei *B. globosa* bis in alle Einzelheiten wiedergefunden und durch längere Zeit galten diese *Balanophora*-Arten als eines der wenigen Beispiele für apogame Keimentwicklung aus dem Endosperm und es wurden sogar die älteren Angaben HOFMEISTERS (1858, 1859) über *B. polyandra*, *fungosa*, *dioica*, sowie diejenigen VAN TIEGHEMS (1896) über *B. indica* für unrichtig gehalten. Die Untersuchungen ERNSTS (1913, 1914) haben jedoch diesen älteren Forschern insofern recht gegeben, als sie feststellten, daß auch bei *B. elongata* und *globosa* der Embryo zumeist aus der Eizelle, „nur ausnahmsweise vielleicht aus einer anderen Zelle des Eiapparates“ seinen Ursprung nimmt.

Die Entwicklung des Embryosackes geht bei *B. globosa* und *elongata* nach den Angaben von TREUB, LOTSY und ERNST bis zur Ausbildung des achtkernigen Embryosackes in derselben Weise vor sich. Aus der frühzeitig erkennbaren Embryosackmutterzelle entwickelt sich der Embryosack direkt ohne Tetradenbildung (*Antennaria*-Typus); sie kann sich aber auch in zwei übereinanderliegende Zellen teilen, die seltener gleichgroß, häufiger ungleich groß sind (vgl. Abb. 61, Fig. 1—5), wobei die größere anscheinend zur Weiterentwicklung bestimmt ist (*Taraxacum*-Typus)¹⁾. Nach LOTSY können häufig bei *B. globosa* beide zu Embryosäcken heranwachsen, was ERNST jedoch nur selten beobachten konnte. Wie ERNST (1914, S. 134) feststellen konnte, teilt sich der Kern der Embryosackmutterzelle, ohne in Synapsis zu treten. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung des Embryosackes ist bemerkenswert, daß er eine U-förmige Gestalt annimmt. An den Enden desselben treten je vier Kerne auf, die am antipodialen Ende nicht von Zellen umschlossen werden, während am anderen zwei kleine Synergiden und eine etwas größere Eizelle entstehen. Die Endospermibildung geht, wie von TREUB, LOTSY und ERNST übereinstimmend angegeben wird, nur vom oberen Polkern aus (Abb. 61, Fig. 10), der sich unter Ausbildung einer Querwand teilt. Diese scheidet den Embryosack in eine große basale Zelle, die auch den antipodialen Arm desselben umfaßt²⁾, und eine kleinere „mikropylare“ Zelle. Der untere Tochterkern des oberen Polkernes (Basalkern; vgl. Abb. 61, Fig. 11) teilt sich nicht weiter, der obere liefert beim nächsten Teilungsschritt eine Längswand, worauf einige weitere Zellteilungen erfolgen. Nach TREUB und LOTSY ist nun eine innere dieser Endospermzellen der Ausgangspunkt für den Embryo, während alle Bestandteile des Eiapparates zugrundegehen. Nach ERNST liefert aber die Eizelle den Embryo. Sie teilt sich durch eine Querwand in die Suspensor- und die

¹⁾ Die Deutung, daß gelegentlich ebenso wie bei *Helosis guyanensis* (UMIKER 1920) zwei Embryosackmutterzellen vorkommen, erscheint hier übrigens auch möglich.

²⁾ Nach ERNST wird die basale Zelle bisweilen zweikernig, entweder durch Teilung des Basalkernes oder dadurch, daß der untere Polkern zum Basalkern wandert.

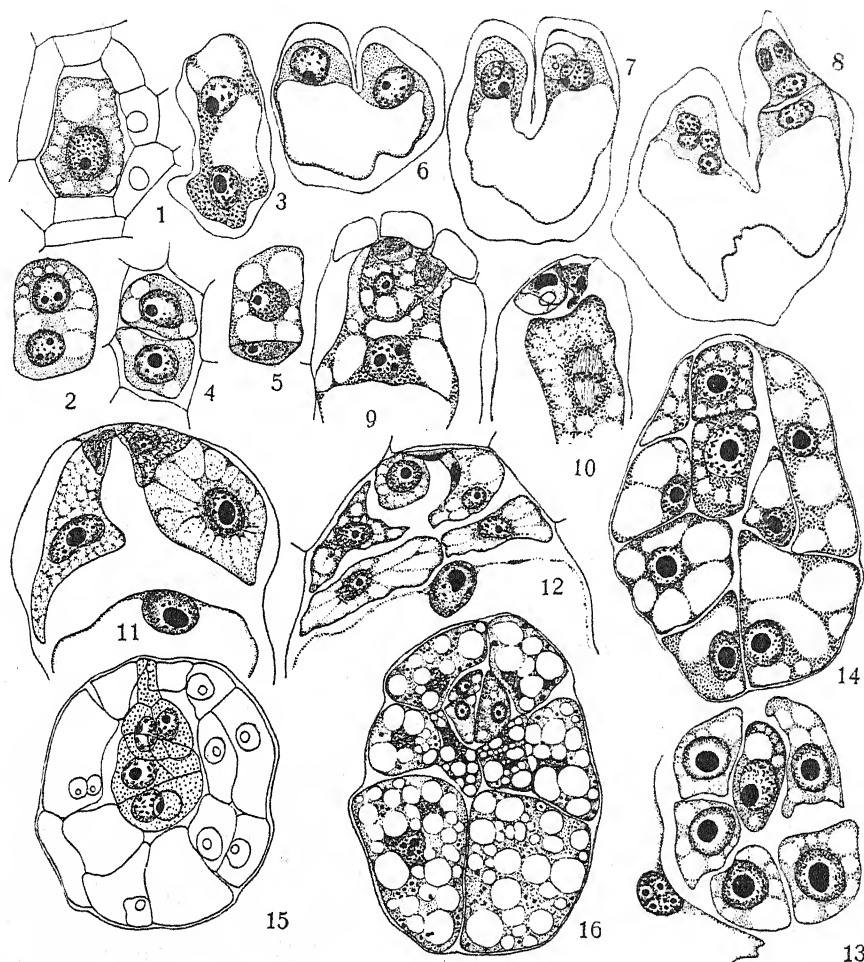


Abb. 61. Embryosack-, Endosperm- und Embryoentwicklung von *Balanophora* (Fig. 1—8, 13—16 von *B. globosa*, Fig. 9—12 von *B. elongata*). — Fig. 1. Embryosackmutterzelle mit vakuoligem Plasma; Kern in Vorbereitung zur ersten Teilung. — Fig. 2. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 3. Späteres Stadium des zweikernigen Embryosackes, das bereits den Anfang der Krümmung des Embryosackes erkennen läßt. — Fig. 4. Die Embryosackmutterzelle ausnahmsweise in zwei Zellen geteilt. — Fig. 5. Ebenso; die Tochterzellen ungleich. — Fig. 6. Zweikerniger Embryosack, nach durchgeführter Krümmung. — Fig. 7. Vierkerniger Embryosack; die Kerne paarweise an den Enden, am antipodalen Ende eine Vakuole. — Fig. 8. Achtkerniger Embryosack; Eiapparat deutlich ausgebildet, am antipodalen Ende vier freie Kerne. — Fig. 9. Eiapparat mit gut entwickelter Eizelle und degenerierenden Synergiden; darunter der obere Polkern. — Fig. 10. Oberer Polkern in Teilung; darüber die Eizelle und Reste der Synergiden. — Fig. 11. Scheitel des Embryosackes nach der zweiten Endospermzelleilung; Eizelle und Rest der Synergiden. — Fig. 12. Späteres Stadium; oben Eizelle und Reste der Synergiden; von den acht oberen Endospermzellen liegen vier im Schnitt, darunter ein Stück des Wandbelages der großen Basalzelle mit Kern. — Fig. 13. Keimzelle im Endospermkörper, diesem anliegend Wandbelag der Basalzelle. — Fig. 14. Endospermkörper mit zweizelligem Embryo. — Fig. 15. Embryo, aus drei zweizelligen Etagen und kernlos gewordener Suspensorzelle bestehend, im Endosperm. — Fig. 16. Schnitt durch einen fast reifen Samen; in der Mitte ist der Embryo getroffen. Nach ERNST. Vergr.: Fig. 1—14 620 fach, Fig. 15, 16 420 fach.

Keimzelle; die erstere ist meist plasmaarm und dürfte oft sehr bald zugrundegehen und von den benachbarten Endospermzellen verdrängt werden. Der Irrtum, dem TREUB und diesem folgend auch LOTSY unterlag, dürfte nach ERNST teilweise mit technischen Schwierigkeiten, teilweise mit dem Umstande zusammenhängen, daß die Eizelle zu Beginn ihrer Weiterentwicklung Volum- und Formveränderungen erfährt, welche eine Degeneration vortäuschen. Somit liegt bei den beiden *Balanophora*-Arten somatische Parthenogenesis vor, wobei allerdings nach ERNST nicht die Möglichkeit ganz auszuschließen ist, daß sich *B. elongata* ähnlich verhält, wie *Thalictrum purpurascens*, wo auch haploide Embryosäcke entstehen und Befruchtung stattfinden kann. Bei *B. globosa* konnte LOTSY feststellen, daß einerseits auf dem Standort in Java männliche Pflanzen überhaupt fehlen, andererseits auch bei Isolierung von Exemplaren, die sich im Knospenzustande befanden, Samen entstehen. Nach ERNST ist es wahrscheinlich, daß sich gelegentlich zwei Zellen des Eiapparates zu Embryonen entwickeln können, also Polyembryonie vorkommt.

Über die Pollenentwicklung, deren Verfolgung eigentlich erst den endgültigen Nachweis dafür liefern würde, daß somatische Parthenogenesis vorliegt, fehlen Angaben. Daß in der Familie auch normalsexuelles Verhalten vorkommt, zeigen die Befunde an *B. dioica*, *polyandra*, *involutrata* und *fungosa* (HOFMEISTER 1858, 1859), *B. indica* (VAN TIEGHEM 1896, 1907, S. 174), *Langsdorffia hypogaea* (HOFMEISTER 1859), *Rhopalocnemis phalloides* (LOTSY 1901).

Helosis. *H. guyanensis* entwickelt nach CHODAT und BERNARD (1900) einen Embryo apogam aus einer Endospermzelle, so ähnlich wie es TREUB für *Balanophora elongata* angegeben hat. Der Embryosack soll sich in der Weise entwickeln, daß aus der Embryosackmutterzelle ein vierkerniger Embryosack auf folgende Weise hervorgeht: Der Kern der Embryosackmutterzelle teilt sich ohne Wandbildung und liefert einen primären chalazalen und einen primären mikropylaren Kern; der erstere degeneriert, der letztere bildet vier Kerne aus, die den Eiapparat und den einzigen Polkern liefern (also so eine Art modifizierter *Cypripedium*-Typus). Dieser letztere liefert nach CHODAT und BERNARD wahrscheinlich den Embryo, da die Eizelle Anzeichen von Degeneration zeigt und der Embryo in das Endosperm eingesenkt ist. UMIKER (1920), der auf Anregung ERNSTS die Nachuntersuchung vornahm, fand, daß die Embryosackentwicklung ohne Reduktion nach dem *Antennaria*-Typus vor sich geht, wobei jedoch der Embryosack durch Unterdrückung einer oder beider Teilungen des primären chalazalen Kernes sechs- oder fünfkernig wird. Es können auch zwei übereinanderliegende Embryosackmutterzellen gebildet werden und einmal wurde die Weiterentwicklung beider beobachtet. Die Eizelle wird zum Embryo, wie schon HOFMEISTER (1859) gesehen hat. Also somatische Parthenogenesis.

Rumex. ROTH (1906) gibt Parthenogenesis für *R. acetosa*, *hispanica*, *arifolius*, *nivalis* und *acetosella* an. Eine zweifelhafte und auch wiederholt bezweifelte Angabe (vgl. WINKLER 1908, S. 337, ERNST 1918, S. 321). Bezüglich *R. acetosa* erscheint übrigens die Angabe ROTHs durch die zytologischen Untersuchungen SINOTOS (1924) unwahrscheinlich. — Bei *R. crispus* sah DUDGEON (1918) die normale Ausbildung des haploiden weiblichen Gametophyten; er sah niemals

Pollenschläuche in Griffel und Mikropyle, ebenso keine Kernverschmelzungen. Degeneration kann in allen Stadien der Pollen- und Embryosackentwicklung gefunden werden und nur wenige Blüten enthielten Embryonen. Anschließend an diese Beobachtungen erörtert der Autor die Frage, ob sich nicht bei dieser Pflanze neben haploiden auch diploide Embryosäcke finden. Festgestellt wurden indessen die letzteren nicht.

Opuntia. Nach BRAUN (1860, S. 155) vereinzelt Polyembryonie bei *O. tortispina* und vielleicht auch bei *glaucochylla*. Bei *O. vulgaris* werden nach GANONG (1898) reichlich Adventivembryonen aus dem Nuzellus gebildet und zwar nach dem Eindringen des Pollenschlauches. Nach MONTEMARTINI (1899) treten bei *O. ficus indica* und verwandten Arten häufig zwei Embryonen auf, ein großer von normalem Aussehen und gewöhnlicher Stellung und ein zweiter, kleinerer in der Nähe des Würzelchens des großen Embryos, wobei seine Lage verschieden ist. Jüngere Stadien zeigten das Auftreten von Nuzellarsprossungen und solche werden vom Autor für *O. ficus indica* und *leucantha* abgebildet. HULL (1915; zitiert nach ERNST 1918) wies habituelle Nuzellarembryonie bei *O. Rafinesquii* nach.

Caelebogyne (Alschornea). An isolierten weiblichen Pflanzen von *C. ilicifolia* wurde durch A. BRAUN (1857, 1860) der Nachweis erbracht, daß die Pflanze unter Ausschluß von Bestäubung fortpflanzungsfähige Samen erzeugt, und außerdem habituelle Polyembryonie festgestellt. Gemeinsam von A. BRAUN und HANSTEIN (HANSTEIN 1877) mit allen experimentellen Vorsichtsmaßregeln durchgeführte Versuche haben dieses Ergebnis bestätigt. STRASBURGERS Arbeit (1878) brachte die entwicklungsgeschichtliche Aufklärung, indem sie zeigte, daß adventive Sprossungen aus dem Nuzellus die Embryonen erzeugen. Der normal angelegte Eiapparat wird verdrängt und resorbiert. Gleichzeitig mit dem Beginn der Nuzellarwucherung entsteht nukleares Endosperm.

Euphorbia. Bei *E. dulcis* nach HEGELMAIER (1901, 1903) habituelle Polyembryonie. Die Embryonen entstehen nach diesem Autor aus Zellen des Nuzellus und aus Zellen des Eiapparates und zwar soll aus der Eizelle ein Keimling hervorgehen, der sich von den Nuzellarembryonen durch den Besitz eines Suspensors unterscheidet. Ob Bestäubung notwendig ist oder nicht, weiß HEGELMAIER nicht, ebenso sind ihm die näheren Vorgänge über die Entstehung des Embryosackes unbekannt geblieben. Die schon von WINKLER (1908, S. 342f.) als notwendig bezeichnete Nachuntersuchung wurde von CARANO (1925, 1926) ausgeführt. Sie zeigte, daß ein haploider Embryosack entsteht (über die Entwicklung desselben vgl. die Ausführungen auf S. 214f.), daß ferner der Pollen größtenteils degeneriert und der Rest nicht keimfähig ist und sich nur Adventivembryonen aus dem Nuzellus entwickeln. Eizelle und Synergiden gehen zugrunde, dagegen entsteht unabhängig von der Befruchtung ein Endosperm. Es liegt also autonome Adventivembryonie vor. Die Pflanze ist auch zur Parthenokarpie befähigt.

Sarcococca. Bei *S. ruscifolia* beobachtete ORR (1923), daß mindestens die Hälfte der reifen Samen zwei völlig entwickelte Keimlinge enthielten; außerdem war eine wechselnde Zahl von kleinen, unreifen Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden. Wahrscheinlich Nuzellar-Embryonie.

Platanus. Die Angaben BROUWERS (1923), daß die Embryobildung bei *P. orientalis* (auf diese Art beziehen sich die von der Autorin gebrachten Abbildungen) von den Polkernen ausgeht, müssen wohl als sehr zweifelhaft bezeichnet werden.

Calycanthus. Nach PETER (1920) entsteht bei *C. florida* und *occidentalis* der Embryosack nach einer mit Reduktion verbundenen Tetradenteilung. Die Polkerne verschmelzen nicht, sondern sie legen sich zunächst nur aneinander, der eine von ihnen wird darauf größer, während sich der andere von diesem ablöst und gegen den degenerierenden Eiapparat wandert. Nur aus dem größeren Polkern entsteht das Endosperm, welches die Voraussetzung bildet, daß sich eine Nuzellarsprossung zum Embryo entwickeln kann. — SCHÜRHOFFS (1923) Untersuchungen bestätigten die Angaben PETERS nur insofern, daß bei *C. fertilis* das Endosperm nur aus dem einen Polkerne hervorgeht. Da aber das Endosperm diploid ist, muß es einem diploiden Embryosack angehören und die Untersuchung ergab in der Tat, daß die Reduktion durch Synapsis und Diakinese eingeleitet, aber in eine Äquationsteilung übergeführt wird. Da der Embryo bei *C. fertilis* zweifellos aus der Eizelle hervorgeht, liegt also hier somatische Parthenogenese vor. Die Pollenentwicklung von *C. fertilis* zeigt nach SCHÜRHOFF alle möglichen Störungen und Unregelmäßigkeiten in der Entwicklung. Außer normal aussehenden Pollenkörnern gibt es auch solche, welche durch die Vereinigung von zwei, drei und vier Körnern einer Tetrade entstehen, und in diesen können deren Kerne verschmelzen. Die Teilung des primären Pollenkernes geht z. T. normal vor sich, aber auch in der Weise, daß die Spindel und die Teilungswand in der Mitte des Kernes gebildet wird, so daß zwei gleich große Tochterzellen entstehen. Der Pollen erwies sich in Kulturversuchen steril, auch wurden niemals auf den Narben Pollenschläuche gesehen. *C. occidentalis* und *florida* stimmen nach SCHÜRHOFF in der Entwicklung mit *C. fertilis* überein. Auch die Pollenentwicklung weist die gleichen Störungen auf und zwar noch weit ausgeprägter (vgl. dagegen die Angaben J. B. OVERTONS [1909] über *C. florida*).

A. BRAUN (1860) fand bei *C. occidentalis* vereinzelt Polyembryonie; unter 20 Samen enthielt einer zwei Keimlinge.

Delphinium. Bei *D. elatum* sah PERSIDSKY (1914) abnorme Embryosäcke mit zwei Eizellen, die befruchtet werden. Es kann also so Polyembryonie zustande kommen.

Thalictrum. *T. purpurascens* ist nach OVERTON (1902, 1904) partiell parthenogenetisch. Die Embryosäcke entstehen entweder durch Reduktionsteilung nach dem Normaltypus oder ohne Reduktion, aber wahrscheinlich nach Durchlaufung der Prophasen derselben, nach dem *Alchemilla*-Typus. Die Polkerne verschmelzen in jedem Falle. Der Embryo entsteht entweder aus der befruchteten oder der unbefruchteten Eizelle. Diese ist im ersten Falle haploid, im zweiten diploid, da alle von OVERTON untersuchten Embryonen diploid sind. Die Pollenentwicklung verläuft normal (OVERTON 1909) und der Pollen ist keimfähig. An bestäubten weiblichen Blüten wurden oft Pollenschläuche in der Mikropyle und sogar in Kontakt mit dem Embryosack beobachtet, auch Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit dem primären Endospermkern gesehen. Da bei dieser Pflanze beiderlei Embryosäcke nebeneinander

vorkommen, können wir vermuten, daß wahrscheinlich auch der Pollenschlauch in diploide Embryosäcke eindringen kann. Die experimentelle Untersuchung ergab an isolierten und freilebenden Pflanzen das gleiche Ertragnis (vgl. darüber auch WINKLER 1908, S. 376).

Bei *T. Fendleri* setzen isolierte weibliche Pflanzen Samen an, die männliche und weibliche Nachkommen liefern (DAY 1896). Nähere Angaben über die Entstehung des Embryos fehlen (vgl. auch WINKLER 1908, S. 374 und die dort angeführte Literatur).

Berberis. Vereinzelt zwei Keimlinge in einem Samen von *B. vulgaris* (mitgeteilt von BRAUN 1860).

Nymphaea. COOK (1902) fand bei *N. advena* einmal zwei Embryonen, die durch Spaltung eines sehr jungen Embryos entstanden waren.

Nelumbo. Bei *N. lutea* fand COOK (1909a) einen Embryosack, der eine Zellgruppe enthielt, die an einen Adventivembryo erinnerte, doch glaubt der Autor selbst eher, daß es sich um einen Teil des Endosperms handle.

Disciphania. A. ERNST (1886) vermutet für *D. Ernstii* Parthenogenesis und beruft sich auf dreijährige Beobachtungen an isoliert gezogenen weiblichen Stöcken der streng diözischen Pflanze. Die nächsten weiblichen Stöcke waren neun Meilen entfernt und niemals wurden rudimentäre Staubgefäße gefunden. Nuzellarembryonie ist nach dem Autor deshalb unwahrscheinlich, weil niemals Polyembryonie auftrat.

Glaucium. Bei *G. luteum* vereinzelt zwei Embryonen unbekannter Entstehung in einem Embryosack beobachtet (HEGELMAIER 1878, S. 76).

Erophila. BANNIER (1923) gab an, daß bei drei Kleinarten von *E. verna*, nämlich *cochleoides*, *confertifolia* und *violacea-petiolata* somatische Parthenogenesis vorkommt. Die Beweise hierfür sieht er in dem Verlaufe der Teilung der Embryosackmutterzelle, die eine halbheterotypische ist, wie er bei *E. cochleoides* und *confertifolia* feststellte. Bei der Bildung der Tetradenzellen ist die Beobachtung von Interesse, daß die durch die erste Teilung gebildeten Dyadenkerne eine Kernruhe durchmachen, also kein Interkinesestadium zu beobachten ist. Bei *E. violaceo-petiolata* glaubt BANNIER den Beweis, daß ein diploider Embryosack gebildet wird, durch Chromosomenzählungen erbringen zu können. Der Embryo geht bei allen drei Kleinarten aus der Eizelle und das Endosperm aus den verschmelzenden Polkernen hervor. Die Beobachtungen über die Pollenentwicklung zeigten, daß zunächst eine normale Reduktionsteilung stattfindet, später aber vielfach Degeneration eintritt. Gesund aussehender Pollen kommt vor; auch können Pollenschläuche in die Narbe, seltener ein Stück weit in den Griffel, aber nie bis in die Samenanlagen eindringen. Die negativ gebliebenen Kulturversuche des Pollens sprechen gegen seine Potenz. BANNIER hält auch noch vier andere Kleinarten für parthenogenetisch und ist geneigt, den meisten konstanten Kleinarten dieselbe Art der Fortpflanzung zuzuschreiben.

WINGE (1925, S. 319) stellte zunächst fest, daß die von BANNIER angegebenen Chromosomenzahlen unrichtig sind, und in einer aus diesem Anlaß vorgenommenen Nachuntersuchung (WINGE 1926) konnte er absolut nichts feststellen, das auf Parthenogenesis deutet. Vgl. jedoch auch LOTSY (1926).

Cistus. BRAUN (1860) zitiert eine Angabe MEYENS (1839) über das Vorkommen zweier Embryonen bei *C. hirsutus*.

Helianthemum. BRAUN (1860) führt Beobachtungen MEYENS (1839) über das Vorkommen von Polyembryonie (zwei bis acht Keimlinge) bei *H. grandiflorum* an.

Viola. Bei *V. tricolor* vereinzelt zwei junge Embryonen in der Gegend des Eiapparates von SCHACHT (1858, S. 209) beobachtet, nach diesem Autor vermutlich durch die Befruchtung zweier Keimkörperchen entstanden.

Carica. USTERI (1907) vermutet das Vorkommen von Parthenogenesis bei *C. papaya*. Er sah, daß sich die Archiesporzelle in mehrere Zellen teilt, deren mikropylare zum Embryosack wird, ferner die Stadien bis zur Bildung des achtkernigen Embryosacks und die Bildung des primären Endospermkernes. Dann einen „vielkernigen Embryosack, in welchem aber ein typischer Embryo zwar noch nicht auftritt, in welchem aber doch die ersten Teilungen zu seiner Bildung stattgefunden haben“. Aus diesen Ausführungen geht nicht einmal sicher hervor, ob die Eizelle sich teilt. Nie wurden Pollenschläuche gesehen. HEILBORN (1918) fand, daß bei der Embryosackentwicklung von *C. papaya*, *chrysopetala* und *candamarcensis* normale Reduktionsteilung stattfindet; dagegen kommt bei *pentagona* neben der normalen noch eine abnormale Reduktionsteilung vor, bei der keine Chromosomenbindung eintritt: bisweilen werden so zweierlei Embryosäcke gebildet, normale und diploide, die vielleicht zu apomiktischer Fortpflanzung fähig sind.

Clusia. Nach GOEBEL (1900) ist *C. alba* apomiktisch.

Garcinia. *G. Treubii* ist vielleicht apomiktisch. TREUB (1911) untersuchte zwei rein weibliche Bäume der aus Sumatra stammenden Pflanze in Buitenzorg und stellte fest, daß sie dennoch in kleiner Anzahl Früchte hervorbringen, obwohl männliche Exemplare in Java fehlen. Dieser Fall von Apomixis ist jedoch ganz unsicher, da doch vereinzelt hermaphrodite Blüten vorkommen könnten, welche die kleine Zahl der Früchte erklären.

Hypericum. Bei *H. maculatum* vereinzelt Polyembryonie beobachtet; zwei Embryonen waren in der Gegend des Eiapparates angelegt und nukleares Endosperm in reichem Maße vorhanden (SCHNARF 1914). Nach BRAUN (1860, S. 155) wurden einmal bei *H. perforatum* in einem Samen zwei Keimlinge gesehen.

Thea. CAVARA sah bei *T. chinensis* nicht selten neben einem normalen Embryo Adventivembryonen, die aus der innersten Schichte des inneren Integumentes entstehen. Vereinzelt kann Polyembryonie auch so zustande kommen, daß in der Gegend des Eiapparates zwei Embryonen vorhanden sind. Von diesen ist der eine der Eiemryo, der andere soll entweder aus einer Synergide oder aus einer überzähligen Zelle des Eiapparates entstehen. Die Grundlage für die letztere Vermutung ist die Beobachtung, daß tatsächlich bisweilen mehr als drei Zellen im Eiapparat auftreten (vgl. auch S. 177). Auch außerhalb des Embryosacks, z. B. auf der Plazenta, wurden Adventivsprösslingen beobachtet, welche jungen Embryonen glichen.

Alchemilla. MURBECK (1901a) stellte Parthenogenesis bei folgenden Eualchemillen fest: *alpina*, *pubescens*, *sericata*, „*hybrida*“, *pastoralis*, *subcrenata*, *acutangula*, *minor*, *alpestris*, *speciosa* und sah seine Ansicht

darin begründet, daß die Kernteilung der Embryosackmutterzelle nicht heterotypisch ist; daß die Embryobildung bei *A. alpina* häufig schon im Knospenzustande der Blüte, jedenfalls aber bei den anderen Arten so früh stattfindet, daß eine Befruchtung kaum denkbar ist, daß ferner die Embryobildung in einem sehr lockeren Zusammenhang mit der Endosperm-bildung steht, indem sie bald vor, bald viel später als diese beginnt; daß weiterhin der Pollen in mehr wenig hohem Grade desorganisiert und keimungsunfähig ist; und schließlich, daß Pollenschläuche niemals auf der Narbe oder im Griffel auftreten. Über die Entstehung des Embryosackes gibt MURBECK an, daß unter den in größerer Anzahl auftretenden Archesporzellen, welche nach außen Deckzellen abgeben, die axile dominiert und in Synapsis¹⁾ tritt, aber dann ohne sich zu teilen von einer seitlichen Zelle verdrängt wird. Diese bildet Tetraden aus und eine derselben wird zum Embryosack (*Alchemilla*-Typus). STRASBURGER (1905b), der im allgemeinen die Befunde MURBECKS bestätigte, nimmt eine etwas andere Entstehung des Embryosackes an. Die axile oder einige median gelegene Archesporzellen durchlaufen die Prophasen der Reduktionsteilung (Synapsis), worauf sie in den typischen Teilungsvorgang übergehen. Den von MURBECK angegebenen Entwicklungsmodus fand BÖÖS (1917, 1920) bei den ebenfalls parthenogenetischen *A. orbiculata* und *vulcanica* (Sect. *Aphanes*) wieder. Hier wird die große axile, auffallend plasmaarme Embryosackmutterzelle nicht weiter geteilt, dagegen teilen sich die seitlichen, ohne Prophasen der Reduktionsteilung zu verraten, zunächst in zwei Zellen und eine von diesen oder beide teilen sich weiter, so daß Reihen von drei oder vier zustande kommen, von denen eine zum Embryosack wird. Von Interesse ist, daß nicht immer vier Tetraden gebildet werden. Nach STRASBURGER (1905b) ist die Zahl der Einzelzellen, die von jeder Archesporzelle geliefert werden, Schwankungen unterworfen. „Vielfach folgt nach der ersten Querteilung nur eine solche in der unteren Zelle; oder es teilen sich beide Tochterzellen und liefern vier Einzelzellen. Auch fünf und sechs Zellen habe ich in derselben Reihe gezählt. Es hängt von der Intensität des Längenwachstums ab, welches der Nuzellus aufweist, und von der größeren oder geringeren Ausgiebigkeit der Querteilungen in den Deck- und Basalzellen.“ Der von MURBECK und BÖÖS dargestellte Entwicklungsvorgang ist deshalb von Interesse, weil er eine Zwischenstellung zwischen sporischer und aposporischer Embryosackbildung einnimmt. Der Unterschied, der zwischen den Darstellungen von MURBECK und BÖÖS einerseits und STRASBURGER andererseits besteht, braucht übrigens nicht so aufgefaßt zu werden, daß eine von ihnen irrtümlich ist; es ist ganz wahrscheinlich, daß ähnlich wie bei parthenogenetischen *Hieracium*-Arten zwei verschiedene Entstehungsweisen diploider Embryosäcke vorkommen.

In den fertigen Embryosäcken seiner parthenogenetischen Eualchemillen fand MURBECK (1902a) gewisse Unregelmäßigkeiten, die sich vor allem in einer abnormen Verwendung der acht Kerne äußern und dafür sprechen, „daß die Spezialisierung besonders der intrasaccalen Elemente bei den Samenanlagen der parthenogenetischen Alchemillen weniger streng durchgeführt sei“. Die Zahl der zum primären Endospermkern

¹⁾ Synapsis kann auch in unzweifelhaften Deckzellen auftreten; vgl. darüber auch die Bemerkungen bei BÖÖS (1917).

verschmelzenden Kerne kann auf drei, vier oder fünf vergrößert sein und zwar auf Kosten der Synergiden oder der Antipoden. Im ganzen sind es acht Arten, bei denen diese Unregelmäßigkeiten beobachtet wurden, und der Autor hält es für wahrscheinlich, daß auch solche Polkernkomplexe ein Endosperm erzeugen können. Außer dieser Erscheinung fand aber BÖÖS (1917) bei *A. orbiculata* und *vulcanica* noch andere Besonderheiten. Vor allem blieb gewöhnlich zwischen den drei mikropylaren Kernen die gewöhnliche scharfe Differenzierung aus und oft waren die Antipoden bis auf sieben vermehrt.

Im Gegensatz zu MURBECK (1901b) und STRASBURGER (1905b) ist in jüngster Zeit BÖÖS (1924) dafür eingetreten, daß auch *A. arvensis* parthenogenetisch sei, und zwar nur auf Grund des Studiums des sporogenen Gewebes, das eine große Übereinstimmung mit parthenogenetischen Alchemillen zeigt. Die axile Embryosackmutterzelle trete in ein langdauerndes Synapsisstadium, über das sie gewöhnlich nicht hinauskomme. Nur ausnahmsweise könne sie beide Reduktionsteilungsschritte durchmachen, ohne daß ihre Tetraden einen Embryosack hervorbrächten. Die der axilen Embryosackmutterzelle benachbarten Zellen dagegen teilten sich, wobei ihre Metaphase die gleiche Größe und das gleiche Aussehen wie in somatischen Zellen hätte, und aus der Nachkommenschaft dieser Zellen entwickle sich eine zum Embryosack.

Bei den von MURBECK, STRASBURGER und BÖÖS untersuchten apomiktischen Arten entwickelt sich der Embryo gewöhnlich aus der Eizelle. Es kann sich jedoch auch neben dem Eiembryo nach MURBECK (1901a) ein Synergidenembryo entwickeln oder ein Adventivembryo, bei *A. pastoralis* beobachtet, aus einer Zelle des Nuzellus entstehen. Dieses Verhalten ist nach MURBECK selten und bemerkenswert ist, daß die Bildung eines Nuzellarembryos fern vom Eiapparat im unteren Teile des Embryosackes erfolgt und die Zellteilungen in ihm etwas anders erfolgen als in typischen Eiembryonen.

Bezüglich des Pollens gibt MURBECK an, daß bei *Alchemilla* „hybrida“, *alpina* und *sericata* bisweilen schon ein Teil der Pollenmutterzellen desorganisiert wird. Von den Pollenmutterzellen sterben gewöhnlich 20—50 % frühzeitig ab und die Tetradenteilung ist oft in irgend einer Weise unvollständig. Die wenigen freiwerdenden Pollenkörner erreichen nie ihre volle Größe und bleiben einkernig. Bei *A. speciosa* und *alpestris* tritt im allgemeinen Tetradenteilung ein; die meisten Pollenkörner sterben ab, ein kleiner Teil wird zweikernig und hat normales Aussehen. *A. pastoralis*, *minor* und *acutangula* zeigen intermediäres Verhalten. In Kulturen erwies sich der Pollen stets keimungsunfähig. STRASBURGER (1905b) fand bei den von ihm untersuchten parthenogenetischen Arten ein entsprechendes Verhalten. Er stellte fest, daß diejenigen Eualchemillen, welche normalen Pollen besitzen, auch in ihren Samenanlagen auf dem Wege der Reduktionsteilung aus den Embryosackmutterzellen befruchtungsbedürftige Embryosäcke ausbilden (*pentaphylla*, *gelida*, *glacialis*, *grossidens*). Die von BÖÖS untersuchten *A. orbiculata* und *vulcanica* haben schlechten Pollen; bei ersterer wird wohl z. T. gut aussehender Pollen gebildet, der aber auf der Narbe nicht keimt. Pollensterilität kommt überhaupt in allen drei Sektionen der Gattung vor. Soweit wir wissen, ist Apomixis in der Gattung mit Pollensterilität verknüpft. Die einzige Ausnahme bildet *A. arvensis*, wenn diese Art

wirklich apomiktisch ist; denn bei dieser entwickelt sich der Pollen vollkommen normal und ist funktionsfähig (MURBECK 1901a, 1901b, STRASBURGER 1905b, BÖÖS 1924).

Fragaria. Die Fortpflanzungsverhältnisse verschiedener Arten war wiederholt Gegenstand der Erörterung: vgl. darüber die von H. WINKLER (1908) und ERNST (1918, S. 371) angeführte Literatur. Im Jahre 1894 erzielte MILLARDET bei der Kreuzung europäischer mit amerikanischen *Fragaria*-Arten Nachkommen, welche in hohem Maße entweder mit dem männlichen oder dem weiblichen Elter übereinstimmten. Die Versuche MILLARDETS wurden von SOLMS-LAUBACH insofern bestätigt, als dieser durch Bestäubung rein weiblicher, vollkommen staubgefäßfreier Blüten von *F. virginiana* mit Pollen von *elatio*r eine größere Anzahl männlicher und weiblicher Pflanzen erhielt, die vollkommen dem Vater (*elatio*r) glichen. Diese Kreuzungsergebnisse, von denen hier nur diejenigen interessieren, die zur Entstehung einseitiger oder wenigstens goneokliner Bastarde führten, erfuhren verschiedene Deutung. MILLARDET betrachtet die erzielten nicht-intermediären Formen als eine besondere Art von Hybriden und nannte sie falsche Hybriden („faux hybrides“ oder „hybrides sans croisement“), eine nicht gut gewählte Bezeichnung, die leicht mißverstanden werden kann¹⁾. GIARD vermutet Pseudogamie und zwar soll bei den metroklinen Formen induzierte Parthenogenese und bei den patroklinen Merogonie stattgefunden haben. Zugunsten der ersteren Auffassung sprechen die Untersuchungen, die STRASBURGER (1909a) an dem SOLMS-LAUBACHschen und an eigenem Materiale von *F. virginiana*, die mit *elatio*r-Pollen bestäubt worden war, vorgenommen hatte. Er stellte fest, daß der *elatio*r-Pollen in den Embryosack von *virginiana* Schläuche treibt, daß Gametenkerne der beiden Arten verschmelzen und die Zygote zur Teilung schreitet; ferner, daß unbefruchtet gebliebene Embryosäcke degenerieren. Damit schien endgültig die Streitfrage zugunsten der falschen Hybridisation im Sinne MILLARDETS entschieden. In neuester Zeit hat LONGLEY (1926) in dem anderen Sinne zu deutende Ergebnisse durch die Kreuzung von *Fragaria vesca* var. *americana alba* ♀ mit (hybrid?) hort. var. *Aroma* ♂ erzielt. Erstere Art hat die somatische Chromosomenzahl $2x = 14$; letztere Form ist im Vergleich zu dieser octoploid mit $2x = 56$. Von den erzielten Nachkommen zeigte eine Pflanze bei der zytologischen Untersuchung die Grundzahl 7 in der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen. Eine andere zeigte dagegen bei der Diakinese der Pollenmutterzellen 28 bivalente Chromosomen, also dieselbe Zahl wie der männliche Elter. Erstere Pflanze stimmte mit der Mutter, letztere mit dem Vater auch in ihrem Aussehen überein. Der Autor deutet diese Befunde im Sinne von induzierter Parthenogenese und von Merogonie. „The origin of the female type seems unquestionably a case of parthenogenesis although some irregularity must have occurred in the embryo growth that doubled the chromosome number, giving a normal diploid form similar to the condition found in frogs, that have been produced parthenogenetically. The octoploid *Fragaria* that resembles only its male parent both morphologically and

¹⁾ Vgl. darüber die Erörterung bei ERNST (1918, S. 369), die beweist, daß MILLARDET seine falschen Hybriden immerhin als wirkliche Hybriden und nicht als Produkte einer Pseudogamie oder Merogonie auffaßte.

cytologically seems to duplicate the conditions in the bigeneric hybrid described by COLLINS and KEMPTON (*Tripsacum* \times *Euchlaena*). They suggested two explanations for the absence of any characters of the female parent — it could be a true hybrid in which the characters are masked by those of the male, or a false hybrid that originated from the male nucleus only and therefore involved none of the hereditary complex of the female parent in F_1 or subsequent generations. The cytological proof found in *Fragaria* combined with the morphological studies of false hybrids furnishes strong evidence the parthenogenesis and the not-well-understood phenomenon, patrogenesis, are instrumental in the origin of false hybrids that completely resemble one or the other parent."

Potentilla. Für *P. silvestris* gibt FORENBACHER (1914) an, daß eine der Archesporzellen vier Makrosporen erzeugt, von denen sich die unterste zum haploiden Embryosack entwickeln kann. Dieser gelange aber gewöhnlich nicht zur Entwicklung, vielmehr entstehe ein diploider Embryosack aus einer somatischen Zelle der Chalazagegend. TISCHLER (1921/22, S. 616) bezweifelt die Zuverlässigkeit dieser Angaben.

Rosa. Angaben über Apomixis, die sich auf experimentelle Untersuchungen stützen, liegen vor von DINGLER (1906; vgl. jedoch auch 1907) für *R. rubiginosa*, von LUNDSTRÖM (1909) für *R. coriifolia* und *glauca*, von MATSSON (1912) für *coriifolia* und *glauca*, von SCHWERTSCHLAGER (1915) für *R. pomifera*, *rubiginosa*, *micrantha*, *elliptica*, *agrestis*, *canina* und *glauca*, von HARRISON (1921) für *R. mollis* var. *coerulea*, *rubiginosa* var. *comosa*, *rubiginosa* \times „Lucy Ashton“, *glauca* var. *subcristata*, von HURST (1921) für *R. laxa* hort., *andegavensis*, *gallica* u. a. Daß diese Apomixis fakultativ ist, wird von den meisten dieser Autoren anerkannt, von MATSSON (1912) für *R. coriifolia* **Matsoni* var. *firmula* übrigens experimentell bewiesen, daß diese Form nach Kastration wohl ausgebildete Früchte liefert, aber auch mit anderen Arten Bastarde bildet. Das Ergebnis dieser experimentellen Untersuchungen ist, daß fakultative Apomixis in der Gattung *Rosa* verbreitet ist. Daß normal-sexuelle Fortpflanzung vorkommt, ist schon von STRASBURGER (1905b) für *R. rubiginosa* und *cinnamomea* angegeben worden.

Über die Art der in der Gattung vorkommenden Apomixis liegen nur Beobachtungen von TÄCKHOLM (1920, 1923) vor, dessen entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen an Formen der *Caninae* ergeben haben, daß bei der Teilung der Embryosackmutterzellen niemals reine Äquations-teilungen stattfinden, die zur Ausbildung diploider Embryosäcke führen müßten, und daß ferner keine aposporischen Embryosäcke vorkommen dürften. Was zunächst die Teilung der Embryosackmutterzelle betrifft (vgl. Abb. 62, Fig. 1—4), so stimmt sie mit dem entsprechenden Vorgang in den Pollenmutterzellen darin überein, daß in der Diakinese gepaarte Chromosomen und zwar in der Grundzahl 7 und ungepaarte (14, 21 oder 28) auftreten. In der heterotypischen Metaphase aber lagern sich die univalenten Chromosomen mikropylarwärts über der von den bivalenten gebildeten Äquatorialplatte. In der Anaphase erhält der chalazale Tochterkern meist nur die 7 durch das Auseinandertreten der bivalenten freiwerdenden Chromosomen, während dem mikropylaren außer den 7 noch sämtliche univalente zugeteilt werden. Infolge dieser einzig dastehenden einseitigen Verteilung der univalenten Chromosomen besteht die durch die folgende homöotypische Teilung gebildete Tetrade aus zwei

chalazalen Zellen mit kleinen Kernen und zwei mikropylaren mit großen Kernen. Eine mikropylare Tetrade liefert den Embryosack, der infolge seiner Entstehung einen Chromosomenbestand hat, der nur um 7 gegenüber der somatischen Zahl reduziert ist. Diese einseitige Verteilung der Chromosomen ist nach TÄCKHOLM bei den *Caninae* die Regel; in einzelnen Fällen wurde aber immerhin festgestellt, daß einzelne ungepaarte Chromosomen bei der heterotypischen Teilung dem chalazalen Pol zuwandern.

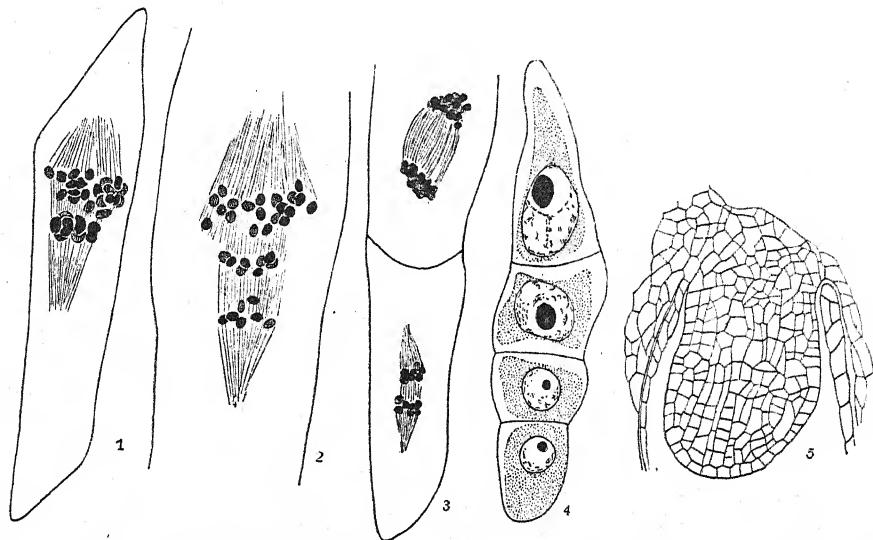


Abb. 62. Fig. 1—4. Verteilung der Chromosomen in der heterotypischen Teilung der Embryosackmutterzelle und ihr Zusammenhang mit der Ausbildung der Makrosporen bei *Rosa* sect. *Caninae*. Fig. 1. *R. coriifolia* *Matssonii*, heterotypische Metaphase; die 7 Gemini eine Kernplatte bildend, darüber (gegen die Mikropyle zu) die 21 Einzelchromosomen lagernd. — Fig. 2. *R. glauca* *placida*, heterotypische Anaphase; die Gemini haben sich getrennt; die Einzelchromosomen auf der mikropylaren Seite der Spindel lagernd. — Fig. 3. *R. coriifolia* *incrassata*, homöotypische Anaphase; in der chalazalen Dyade werden je 7, in der mikropylaren außerdem die gespaltenen Einzelchromosomen an die Pole abgegeben. — Fig. 4. *R. coriifolia* *Matssonii* var. *formula*, Tetrade, die aus zwei großen mikropylaren und zwei kleinen chalazalen Makrosporen besteht. — Fig. 5. Embryo von abweichendem Bau bei *R. coriifolia* *Matssonii* var. *formula* (Nuzellarembryo?). Nach TÄCKHOLM.

Hinsichtlich der apomiktischen Embryobildung liegen nur wenige Beobachtungen vor. In einzelnen Fällen sah TÄCKHOLM „Embryonen, die von dem gewöhnlichen Typus abweichen; sie haben keinen deutlichen Suspensor, sondern die breite Basis ist mit dem Nuzellsgewebe intim verbunden“ (vgl. Abb. 62, Fig. 5), also wahrscheinlich Adventivembryonie aus Nuzelluszellen.

Über die Pollenentwicklung brachte zunächst ROSENBERG (1909) Angaben, die einen unregelmäßigen, an das Verhalten des klassischen *Drosera*-Bastardes sich anschließenden Verlauf der Reduktionsteilung bei *R. canina* *persalicifolia* und *glauca* *Afzeliana* var. *dilatans* beweisen. Daß derartige Pollenentwicklung in der Gattung weit verbreitet ist,

wurde durch die Untersuchungen BLACKBURN und HARRISONS (1921) und vor allem TÄCKHOLMS (1920, 1923) gezeigt. Sie erbrachten für eine große Zahl von Arten, insbesondere für alle *Caninae* den Nachweis, daß in der Diakinese sieben Chromosomenpaare und daneben ungepaarte Chromosomen auftreten und zwar ist das bei verschiedenen Formen beobachtete Verhalten durch die Formeln $7_{II} + 7_I$, $7_{II} + 14_I$, $7_{II} + 21_I$ und $7_{II} + 28_I$ auszudrücken. In der heterotypischen Metaphase bilden die Gemini — in den eben angeführten Formeln durch das Zeichen II bezeichnet — umgeben von den Einzelchromosomen (I) eine Platte. In der Anaphase werden zunächst die Gemini in normaler Weise getrennt, und etwas später wandern die Spaltheilfäden der Einzelchromosomen den Polen zu („kombinierte Reduktions- und Äquationsteilung“ nach TÄCKHOLMS Ausdrucksweise). Die folgende homöotypische Teilung ist eine zum Teil schon in der vorangegangenen Anaphase vorbereitete Äquationsteilung. Sie verläuft regelmäßig, wenn alle ungepaarten Chromosomen in die Bildung der Tochterkerne einbezogen werden, oder, wenn dies nicht der Fall ist, kommt es zur Bildung von Zwergkernen, Zwergspindeln, überzähligen Tetradenkernen und -zellen und dergl. Unter solchen Umständen entstehen Pollenkörner mit variablem Chromosomenbestand. Pollenkörner mit weniger als sieben Chromosomen dürften nach TÄCKHOLM sicher untauglich sein. Die Pollensterilität ist verschieden groß. TÄCKHOLM fand bei der diesbezüglichen Untersuchung von zehn *Caninae*-Formen, die fünf verschiedenen Kollektivspezies angehören, daß alle keimungsfähigen Pollen haben; der Prozentsatz des keimfähigen Pollens war in den einzelnen Fällen im übrigen sehr verschieden, am höchsten bei *R. rubiginosa*, etwa 16%.

TÄCKHOLM (1923) und BLACKBURN und HARRISON (1921) treten dafür ein, daß die beschriebenen Unregelmäßigkeiten in der Pollen- und Embryosackentwicklung durch die Annahme hybrider Entstehung zu erklären sei. Nach dem Chromosomenbestand sind die *Caninae* als F_1 -Bastarde zu betrachten. Im übrigen wird in dieser Hinsicht und auch in bezug auf die Entstehung der Polymorphie an anderer Stelle eingegangen (vgl. auch das Sammelreferat von SCHIEMANN 1924).

Polyembryonie wurde von TÄCKHOLM (1923) bei einer *Rosa* sp. vereinzelt beobachtet. Der Autor sah einen Embryo (Nuzellarembryo?) in einem frühen Stadium, der einen seitlichen Auswuchs hatte. Ferner fanden sich in einigen Fällen in demselben Embryosack zwei Embryonanlagen.

Rubus. Diese Gattung kann hier insofern genannt werden, als bei ihr innerhalb der Sektion *Eubatus* von MILLARDET und LIDFORSS (Literaturangaben bei WINKLER 1908 und TÄCKHOLM 1923) aus der Kreuzung gewisser Arten neben echten Hybriden auch falsche metamorphe Bastarde erhalten wurden, die in der Nachkommenschaft konstant blieben. Da sorgfältig kastrierte und vor Bestäubung geschützte Blüten niemals Samen ansetzten, besteht die Möglichkeit, daß induzierte Apomixis (Pseudogamie) vorliege, ohne daß man sicheres über die Art derselben sagen könnte. Induzierte Adventivembryonie ist deshalb unwahrscheinlich, weil diese in der Regel mit Polyembryonie verbunden ist und diese bei *Rubus* nicht festgestellt ist. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen nicht vor. Vgl. die Ausführungen bei WINKLER (1908, S. 339), ERNST (1918, S. 391) und TÄCKHOLM (1923).

Amygdalus. BRAUN (1860, S. 165) fand ganz vereinzelt Früchte, in denen innerhalb einer gemeinsamen Samenschale zwei Keimlinge enthalten waren.

Pirus. Bei *P. communis*, Sorte „Gute Louise“ fand OSTERWALDER (1910) ausnahmsweise zwei Embryonen, vielleicht einer aus einer Synergide stammend; ferner bei der Sorte „Doppelte Philippsbirne“ Spaltung einer Embryoanlage und beim „Böhmischen Rosenapfel“ unechte Polyembryonie durch Verwachsung zweier Ovula. Letzteres Verhalten wurde auch von BRAUN (1860) bei *P. malus* gesehen. KOBEL (1926) berichtet in einer vorläufigen Mitteilung, daß die Apfelsorte „Transparente de Croncels“ „ovoapogam“ sei. Diese Form hat die vom Autor als Grundzahl bei Apfel und Birne gefundene Chromosomenzahl $x = 17$. „Auffällig ist bei ihr die recht häufige Bildung zweikerniger Pollenmutterzellen, deren Kerne die beiden Teilungen in normaler Weise durchmachen, so daß schließlich achtzellige Tetraden entstehen.“

Sorbus. Falsche Polyembryonie, verursacht durch Verwachsung zweier Ovula, gelegentlich bei *S. aucuparia* (PÉCHOUTRE 1902).

Mimosa. Bei *M. Denharti* Polyembryonie nach GUIGNARD (1881a), durch Embryobildung aus den Synergiden.

Schrankia. Bei *S. uncinata* Polyembryonie nach GUIGNARD (1881a), durch Embryobildung aus den Synergiden.

Trifolium. Bei *T. pratense* Polyembryonie, wahrscheinlich durch die Bildung mehrerer Embryosäcke in einer Samenanlage bedingt (JÖNSSON 1883).

Crotalaria. COOK (1924) fand bei *C. sagittalis* in zwei Fällen Polyembryonie, in dem einen Fall zwei, in dem anderen vier Embryonen, deren Entstehung unklar ist. Synergiden kommen nicht in Frage, weil sie früh degenerieren. Dem Autor erscheint bezüglich der mehrfachen Embryonen am wahrscheinlichsten die Annahme: „they are most likely derived as a result of a splitting of the primary embryo derived from the egg.“

Penaea. STEPHENS (1909) beobachtete bei *P. mucronata* einmal zwei Embryonen, die aus verschiedenen Eiapparaten (Dreiergruppen) stammten.

Wikstroemia. H. WINKLER (1904, 1906) bewies experimentell die apomiktische Fortpflanzung von *W. indica* und er zeigte dann weiter, daß in diesem Falle somatische Parthenogenese vorliege. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt nach WINKLER nach dem *Antennaria*-Typus und zwar wahrscheinlich unter Ausbleiben der Reduktionsteilung. STRASBURGER (1909a), der das Verhalten der Embryosackmutterzelle eingehend studierte, fand, daß diese ohne die Phasen der Reduktionsteilung in die Äquationsteilung übergeht und daß wie bei *Taraxacum* zwei Dyaden gebildet werden, von denen die untere zum Embryosack wird. Von abweichendem Verhalten in der Entwicklung des Embryosackes, die WINKLER beobachten konnte, seien noch erwähnt: die verhältnismäßig sehr häufige Obliteration des Embryosackes, die ebenfalls nicht seltene Erscheinung, daß der Embryosack auf dem einkernigen Stadium stehen blieb, sich bedeutend vergrößerte, wobei auch der Kern ein übergroßes Volumen annahm, und dann zugrunde ging. Der Embryo geht aus der Eizelle hervor, nur ein einziges Mal wurde ein Adventiv-

embryo beobachtet, dessen Auftreten aber keine Polyembryonie zur Folge hatte, da der Eiapparat desorganisiert war.

Die von WINKLER (1906) studierte Pollenentwicklung zeigt Unregelmäßigkeiten vor allem während und nach der Tetradenteilung, doch kann in manchen Antheren schon vorher Degeneration auftreten. Es kommt auch vor, daß die Pollenmutterzellen sich nicht teilen und sich später wie Pollenkörner verhalten, die durch ihre Größe auffallen. Abnorm kleine Pollenkörner entstehen aus der Teilung der Pollenmutterzellen in mehr als vier „Tetraden“. Durch Unterbleiben der zweiten Teilung in den Dyaden können ferner auch zwei oder drei Teilungsprodukte aus einer Pollenmutterzelle entstehen. Auch fertige Pollenkörner können degenerieren. Neben solchen fast in jeder Blüte auftretenden Besonderheiten, treten normale Stadien auf, die zur Ausbildung ganz normal aussehender Pollenkörner führen.

Eugenia. Bei *E. Jambos* entstehen meist mehrere (bis drei) Keimlinge aus einem Samen (COOK 1907d). Bei *E. Jambolana*, *Jambos*, *grandis*, *formosana*, sp. und *caryophyllata* beobachtete TIWARY (1926b) Polyembryonie, die namentlich bei den ersten drei Arten stark ausgeprägt ist. Bei *E. Jambolana* gehen die Embryonen aus verschiedenen Teilen der Samenanlage hervor, insbesondere aus Geweben des Nuzellus in der Nähe des Eiapparates und in der Mitte des Embryosackes, und zwar bilden sich diese Embryonen unter Ausschluß der Befruchtung. Die Untersuchung der Embryosackentwicklung dieser Pflanze ergab ferner die Möglichkeit, daß aposporische Embryosäcke gebildet werden und also vielleicht auch parthenogenetische Entwicklung des Embryos aus der Eizelle stattfindet (vgl. ferner TIWARY 1925, 1926a).

Oenothera. Über angebliche parthenogenetische Samenbildung bei *Oe. biennis* liegen Angaben von R. H. THOMAS (1911) vor. Ferner hat GATES (1909b) bei *Oe. lata*, einem Mutanten der *Lamarckiana*, Kastrationsversuche durchgeführt, die im allgemeinen ergebnislos verliefen, nur ganz vereinzelt gute Samen erzeugten. Neuerliche, ausgedehnte Versuche, die GATES (1914) durchführte, verliefen vollkommen negativ; wenn überhaupt bei *Oe. mut. lata* Apomixis vorkommt, ist sie jedenfalls selten; auch die Angaben von R. H. THOMAS müssen als zweifelhaft gelten.

HABERLANDT (1921) gelang es bei *Oe. Lamarckiana* durch traumatische Reize (Quetschen und Stechen) Ansätze zu Nuzellarembryonie und generativer Parthenogenese hervorzurufen (vgl. S. 458 und 470; ferner Abb. 59, Fig. 1, 2).

Gunnera. SCHNEGG (1902) vermutet, daß bei *G. Hamiltonii*, MODILEWSKI (1908b), daß bei *G. chilensis* parthenogenetische Fortpflanzung vorliegt. Eine unsichere Angabe. *G. macrophylla* ist sicher normalsexuell (EENST 1908b).

Aspicarpa. RITZEROW (1908) nimmt bei mehreren *A.*-Arten Apomixis an und stützt sich dabei auf die abnorme Ausbildung des Pollens, das Fehlen von Pollenschläuchen, auf die von der Mikropyle entfernte Lage des Embryos und auf das Auftreten von Wucherungen, die vom Nuzellus aus entstehen. Genauere Angaben liegen nicht vor. Vgl. auch SCHÜRHOFF (1924b).

Stigmaphyllon. A. BRAUN (1860) bemerkt: „Die Familie der Malpighiaceen scheint zur Polyembryonie besonders geneigt zu sein.“ Er beruft sich auf *St. emarginatum*, von welcher Pflanze JUSSIEU einen

Samen mit zwei gleich starken Keimlingen abgebildet hat, ferner auf die beiden folgenden Gattungen.

Banisteria. Nach BRAUN (1860) beobachtete JUSSIEU ausnahmsweise zwei übereinanderliegende Keimlinge.

Heteropteryx. Bei *H. coerulea* und *syringaeifolia* fand BRAUN (1860) in den untersuchten Samen zwei bis drei Keimlinge. Von der ersteren Art bildet auch JUSSIEU einen Samen mit drei Keimlingen ab.

Citrus. In dieser Gattung ist das Vorkommen von Polyembryonie seit langem bekannt (vgl. darüber die historischen Angaben bei STRASBURGER 1878, A. BRAUN 1860, HOFMEISTER 1858, BIERMANN 1896). Nach STRASBURGER (1878) dringt bei *C. aurantium* der Pollenschlauch in den Embryosack ein und die Eizelle umgibt sich mit einer festen Zellulosemembran, wird also befruchtet. Im Süden gleich nach der Befruchtung, in unseren Gegenden meist erst nach der Winterruhe treten im Nuzellusgewebe einzelne Zellen auf, die durch Größe und Inhalt auffallen. Sie liegen unmittelbar an der Embryosackwand oder durch andere Zellen von dieser getrennt. Sie teilen sich und liefern Zellkörper, die sich in die Höhle des Embryosackes hineinschieben, wobei benachbarte Zellen verdrängt werden. Die Wand des Embryosackes wird dabei zunächst nicht durchbrochen und ist erst später nicht mehr nachzuweisen. Diese Adventivkeime sind in verschiedenem Entwicklungsstadium nebeneinander fast immer nur in der vorderen Region des Embryosackes anzutreffen. Die Konkurrenz zwischen den Keimen bedingt, daß sich ein oder einige wenige Embryonen, oft von weniger entwickelten begleitet, im Samen finden. BRAUN (1860) fand bei *C. aurantium* 1—9 Keime, BIERMANN (1896) 6—8.

Bei *C. vulgaris* entstehen nach BIERMANN (1896) neben dem Eiembryo eine Anzahl ähnlicher Gebilde seitlich in einiger Entfernung von der Embryosackspitze aus dem Nuzellusgewebe. Der Eiembryo entwickelt sich normal und ist den Adventivkeimen im Wachstum voraus. Diese wurden immer nur gefunden, wenn die Eizelle befruchtet war. Die Zahl der Keime betrug 6—8. Über *C. vulgaris*, *medica* und *nobilis* vgl. ferner noch SCHACHT (1855a, 1858).

Von anderen *Citrus*-Arten wird Polyembryonie erwähnt für *C. limonum* (BIERMANN 1896), *trifoliata* (BIERMANN 1896, OSAWA 1912). An letzterer Art stellt OSAWA die Bildung der Adventivembryonen ganz übereinstimmend mit STRASBURGER dar (vgl. Abb. 60, Fig. 2—4). ENSIGN (1919), der bei *C. grandis* etwas über 43% polyembryonische Samen bei Keimversuchen feststellte, kommt, von der Voraussetzung ausgehend, daß in einem Samen mit zwei Embryonen der eine sexuell, der andere apomiktisch sei, zu dem Ergebnis, daß beide in gleicher Weise zur Erhaltung der Art geeignet seien. Für das Vorkommen befruchteter Eiembryonen sprechen auch die Beobachtungen über *Citrus*-Bastarde (vgl. LONGLEY 1926b und die dort angegebene Literatur).

Triphasia. *T. aurantiola* oft Polyembryonie zeigt (BRAUN 1860).

Polyembryum (= *Esenbeckia*). JUSSIEU (zitiert nach BRAUN 1860) stellte die neue Gattung und Art *P. castanocarpum* nach Material auf, welches meist drei Keimlinge im Samen enthielt. Eine zweite Art *P. Jussieu* zeigte nur selten Polyembryonie. „Die Polyembryonie kommt wahrscheinlich nicht selten bei anderen Diosmeen vor“ (BRAUN 1860, S. 160).

Mangifera. Polyembryonie durch STRASBURGER (1878) festgestellt; Entstehung durch Nuzellarsprossungen. COOK (1907d) bestätigt diesen Befund und fand meist mehr als einen Embryo und oft gegen acht in einer Samenanlage. Vgl. ferner die Angaben bei BRAUN (1860, S. 162).

Xanthoxylon. Bei *X. Bungei* entstehen nach LONGO (1908) Adventivsprossungen aus der Nuzelluskappe, welche in das Innere des Embryosackes hineinwachsen. Von den angelegten Embryonen entwickeln sich nur zwei weiter und von diesen bleibt auch der eine gegenüber dem anderen zurück. Befruchtung findet nicht statt. — Nach HANSTEIN (1870) hegte schon A. BRAUN den Verdacht, daß *X. Bungei* und *alatum* „parthenogenetisch“ sich fortpflanzen könne.

Epirrhizanthus. *E. cylindrica* ist nach SHADOWSKY (1911) parthenogenetisch, da bei der Bildung des Embryosackes keine Reduktion stattfindet. Bei der Bildung des Pollens geht die Reduktionsteilung vor sich, der reife Pollen ist aber degeneriert. Keimender Pollen und Pollenschläuche wurden nicht gesehen. Der Embryosack entsteht aus der untersten Makrospore (*Alchemilla*-Typus). *E. elongata* ist normalsexuell. Nach WIRZ (1910) und REISER (1910) entwickeln sich die Eizellen beider Arten nach Befruchtung.

Acer. Bei *A. platanoides* beobachtete TAYLOR (1920) vereinzelt zwei Embryonen. „The second appeared as a small individual, attached to the base of the primary one. It possibly resulted from a bifurcation of the head end of the embryo while small, after which one of the halves greatly outgrew the other.“

Evonymus. Bei *E. latifolius* nach BRAUN (1860, S. 156; daselbst auch ältere Literatur) Polyembryonie. BRAUN fand unter 50 Samen 24 mit zwei, 3 mit drei und 1 mit vier Embryonen. STRASBURGER (1878) stellte einen normalen Eiapparat fest. Dennoch liefert die Eizelle nur selten einen Embryo; dagegen entstehen Nuzellarembryonen, nachdem Endosperm Bildung begonnen hat¹⁾. BRAUN erwähnt ferner einen zweifelhaften Fall von zwei Keimlingen in einem Samen von *E. europaeus*; dagegen ist bei *E. americanus* Polyembryonie häufig.

Aucuba. Bei *A. japonica*, die WINKLER (1908, S. 347) zu den zweifelhaften Fällen apomiktischer Fortpflanzung zählt, zeigten PALM und RUTGERS (1917) experimentell und zytologisch (durch Feststellung der Chromosomenzahlen in beiden Generationen und im Endosperm), daß die Pflanze normalsexuell ist.

Ammi. HÅKANSSON (1923) fand in einem Teile der jungen Früchte von *A. majus* Endosperm in Degeneration. Es traten dabei dreierlei Endospermbildungen auf: 1. chromophile Plasmareste mit degenerierten kleinen Endospermkernen; 2. große, von mehr weniger deutlichen Wänden umgebene Zellen, einzeln oder in Gruppen, mit schwach färbbarem Zytoplasma und ein oder zwei Kernen; 3. ein oder mehrere Zellkörperchen von wechselnder Form, aus plasmareichen Zellen mit großen, deut-

¹⁾ Merkwürdiges Verhalten des Embryosackes beobachtete BALLY (1916) bei *E. europaeus*. Infolge Degeneration soll sich kein normales Endosperm entwickeln, dagegen nackt werdende Nuzelluszellen in den Embryosackraum einwandern und dort einen Endospermwandbelag bilden, in dem nach einiger Zeit Zellbildung eintritt. Erst wenn die Höhlung beinahe völlig von diesem Ersatzendosperm ausgefüllt ist, beginnt die Embryobildung. (Diese Angabe bedarf wohl einer neuerlichen Untersuchung.).

lichen, auch regelmäßige Teilungen zeigenden Kernen. Autor vermutet wenigstens, daß diese dritte Art dem Endosperm entstamme, wenn es auch manchmal so aussah, als ob sie aus dem Integument hervorgegangen wäre. Diese Zellkörper hatten oft eine Ähnlichkeit mit Adventivembryonen oder sie glichen den „kranken“ Embryonen, die RENNER (1915) in *Oenothera muricata* oder in *Oe. Lamarckiana* nach Bestäubung mit *biennis*-Pollen erhielt. Wahrscheinlich liegt eine „Vorstufe“ von Apogamie oder vielleicht von Adventivembryonie vor, die durch die aus dem degenerierenden Endosperm stammenden Nekrohormone ausgelöst wurde. Ähnliches Verhalten des Endosperms, jedoch keine Adventivembryonen von HÅKANSSON auch bei *Foeniculum vulgare* gesehen.

Chaerophyllum. HÅKANSSON (1923) fand bei *Ch. aureum* junge Samenanlagen, deren Nuzellus außer einigen in Synapsis befindlichen Embryosackmutterzellen noch weitere Zellen enthielt, die vielleicht als sehr junge aposporische Embryosäcke zu deuten sind. Weitere Entwicklung nicht bekannt.

Sium. Bei *Sium sisarum* nach HÅKANSSON (1923, S. 62) oft ganz normale Entwicklung des Embryosackes. Oft kommt es aber vor, daß sich die Embryosackmutterzelle nicht teilt. „In diesem Falle degeneriert sie oft nach einiger Zeit, aber in anderen Fällen persistierte sie und wuchs bedeutend. In diesen persistierenden Embryosackmutterzellen kann man beobachten, wie sich das Chromatin des Kernes, das anfangs immer deutlich synapsiskontrahiert ist, allmählich gleichmäßig im Kern verteilt, sich später mehr an der Peripherie des Kernes sammelt und schließlich weniger deutlich wird. . . . In der Chalaza war immer eine ungewöhnlich große Zahl chromophiler Zellen.“ Diese Beobachtungen sind vielleicht nur eine einfache Degenerationserscheinung des Kernes der Embryosackmutterzelle, vielleicht aber in dem Sinne zu deuten, daß dieser nach einem Anlauf zur heterotypischen Teilung in den diploiden ruhenden Zustand zurückkehrt und so die Vorbedingung für die Bildung eines diploiden Embryosackes herstellt. Welche der beiden Möglichkeiten der Wahrheit entspricht, konnte der Autor nicht entscheiden.

Ardisia. „Bei *A. crispa* teilen sich nach JAENSCH (1905, S. 42) Zellen von dem inneren Integument oder vom Chalazateil der Samenanlagen, um Proembryonen zu bilden, von denen jeder später mehrere Embryonen hervorbringt. Nur ein einziger kommt jedoch zur Entwicklung. Pollenschläuche hat JAENSCH im Griffel und an den Samenanlagen niemals beobachtet. Er glaubt auch, sich auf Kulturversuche stützend, daß die Staubkörner im großen und ganzen ihre Keimfähigkeit verloren haben.“ DAHLGREN, dessen Abhandlung (1916, S. 42) auch vorstehendes Zitat entnommen ist, hat bei der Teilung der Embryosackmutterzelle Reduktion der Chromosomen festgestellt und bemerkt: „Vielleicht ist die geteilte Eizelle, die JAENSCH erwähnt, nach einer vorhergehenden Befruchtung entstanden, andernfalls würde ja eine echte Parthenogenesis nach STRASBURGERS Auffassung dieses Begriffes vorliegen; vielleicht stammt jedoch der betreffende zweizellige Embryo gar nicht von der Eizelle.“ Jedenfalls ist *A. crispa* ein Fall, der Aufklärung bedarf.

Nach BRAUN (1860, S. 150—153) ist in der Gattung *A.* Polyembryonie verbreitet; insbesondere bei *A. japonica* ist sie häufig. LUBBOCK (a contrib. to our Knowl. of seedlings, London 1892, Vol. II,

193) bildet einen keimenden Samen dieser Art ab, aus welchem sechs Embryonen hervorkommen. Die Art wie die Embryonen entstehen, ist nicht untersucht.

Empetrum. SAMUELSSON (1913, S. 172) fand in einigen reifen Samen zwei oder drei Embryonen, die wahrscheinlich durch Spaltung des fadenförmigen Proembryos entstanden waren.

Symplocos. Bei *S. Klotzschii* fand CHITTOÛ (1918) Adventivembryonen, die aus dem Integument hervorzugehen schienen. Es wird ein Embryosack mit einem und einer mit zwei Embryonen abgebildet.

Diospyros. Vereinzelt entstehen bei *D. virginiana* Embryonal sprossungen, welche zur Polyembryonie führen (HAGUE 1911).

Convolvulus. Nach MACPHERSON (1921) ist Polyembryonie bei *C. sepium* eine häufige Erscheinung. Die überzähligen Embryonen treten an dem mikropylaren Ende des Embryosackes auf und sind vielleicht aus Synergiden entstanden. Die Bemerkung des Autors: „There may be some basis for assuming, that polyembryony is the result of parthenogenesis“, ist vermutlich dahin aufzufassen, daß neben der sich parthenogenetisch entwickelnden Eizelle apogame Entwicklung der Synergiden stattfindet.

Nicotiana. Über die abnorme Fortpflanzung innerhalb dieser Gattung liegen nur eine Anzahl experimenteller Untersuchungen vor, die vielleicht für das Vorkommen apomiktischer Fortpflanzung bei gewissen Formen sprechen. Von GÄRTNER, THOMAS, EAST (Literaturangaben bei WELLINGTON 1913 und GOODSPEED 1915) liegen Beobachtungen vor, daß aus künstlichen Kreuzungen in einigen Fällen Pflanzen hervorgingen, die zum Teil mit der Mutterpflanze übereinstimmten, zum Teil echte Bastarde waren. EAST (vgl. WELLINGTON 1913) vermutete nun, daß diejenigen Samen, die mütterliche Pflanzen lieferten, Embryonen adventiven Ursprunges enthielten und zwar eine stimulative, durch den Pollenschlauch ausgelöste Adventivembryonie vorliege. Außerdem liegen von THOMAS (1910, 1911) herrührende Kastrationsversuche vor, die an verschiedenen Arten und Formen von *N. parthenogenetische* oder apogame Samenbildung sichergestellt haben wollen. GOODSPEED (1915) bestätigt das Ergebnis von THOMAS insofern, als er an einer weißblühenden Form von *N. tabacum* „var. Cuba“ nach Kastration eine spärliche apomiktische Bildung keimfähiger Samen fand. WELLINGTON (1913) dagegen konnte in zahlreichen Versuchsreihen an 28 Arten und Formen keinen einzigen unzweifelhaften Fall apomiktischer Samenbildung feststellen; ein diesbezügliches positives Ergebnis an *N. plantaginifolia* hält er selbst für unsicher. Dafür, daß zum mindesten apomiktische Samenbildung keine verbreitete Erscheinung in der Gattung ist, sprechen auch die Versuche FRUHWIRTHS (1914); auch HOWARD und KASHI (1925) fanden bei *N. tabacum* var. *Cuba* nur Parthenokarpie, bei var. *Mirodato* weder Parthenokarpie noch Parthenogenesis. Dagegen erzielten CLAUSEN und MANN (1924) in der Nachkommenschaft, die Kreuzungen von *N. tabacum*-Varietäten als Mutter und *N. silvestris* als Vater ergaben, zwei vereinzelte Exemplare, die sich vom mütterlichen Elter nur durch kleinere Dimensionen unterschieden. Beide Pflanzen hatten nur den haploiden Chromosomenbestand von *N. tabacum* ($x = 24$) und konnten insofern als haploid bezeichnet werden. Vorausgesetzt, daß die Eizelle den Embryo lieferte, liegt also hier generative

Parthenogenesis vor. Beide Pflanzen erzeugten keine Samen und ihr Pollen schien völlig steril. Die Untersuchung der Pollenentwicklung dieser haploiden Sporophyten ergab auffallende Unregelmäßigkeit. In der heterotypischen Teilung werden die Chromosomen zum Teil in wechselnder Zahl als ganze an die Spindelpole abgegeben, während der Rest im Äquator zurückbleibt und oft Längsteilung erfährt. Der zweite Teilungsschritt verläuft regelmäßiger, nur daß hier einige Chromosomen nicht in die Tochterkerne einbezogen werden. Aus einer Mutterzelle entstehen zwei bis fünf „Tetraden“, welche in der Größe variieren, außer wenn nur zwei Zellen gebildet werden. In diesem Falle findet vielleicht Äquationsteilung statt und es kann so vielleicht eine begrenzte Menge normalen *tabacum*-Pollens entstehen. — Für die Möglichkeit apomiktischer Fortpflanzung beim Tabak sprechen ferner folgende Angaben der jüngsten Zeit: EGHIS (1927) erhielt aus der Kreuzung *N. tabacum* ♀ × *rustica* ♂ vier Pflanzen, „of which 3 dispelled the maternal types (metromorphous), while one showed distinctly the characters of both species“. Er erhielt ferner aus der Bestäubung des Bastardes *N. tabacum* × *rustica* mit Pollen *N. rustica* *shvitzent* Samen, die eine fast durchaus metromorphe Nachkommenschaft ergaben. RYBIN (1927) erzielte aus der Bestäubung von *N. tabacum* var. *Dubek* mit Pollen von *rustica* var. *Kolmak* acht Pflanzen, von denen „six differed in nothing from the maternal parent and showed normal fertility, which makes us suppose their apomictic origin“.

Datura. Auf das Vorkommen generativer Parthenogenesis weisen einzelne Feststellungen, die BLAKESLEE und BELLING (1924) an Kulturen von *D. stramonium* machen konnte, die durch das Auftreten zahlreicher chromosomaler Mutationen ausgezeichnet waren. Unter diesen weisen etwa 20 Pflanzen die haploide Chromosomenzahl auf. „Evidence is good that they arise through parthenogenesis of the reduced egg, since haploids which have been produced after an interspecific cross resembled the female and not the male parent.“ Die Pollenentwicklung dieser haploiden Pflanzen lieferte unvollkommene Pollenkörner; in der heterotypischen Teilung werden ganze Chromosomen in verschiedener Zahl an die Pole der Spindel abgegeben.

Pentstemon. Bei *P. secundiflorus* nach EVANS (1919) häufig unechte Polyembryonie durch Verschmelzung zweier Samenanlagen.

Plantago. Bei *P. lanceolata* wurden von SOUEGES (1926f) vereinzelt zwei ungefähr gleichweit vorgeschrittene Embryonen in einer Endospermmasse beobachtet. Wahrscheinlich ging ein Embryo aus einer Synergide hervor.

Cotylanthera. Bezüglich *C. tenuis* hat zuerst ERNST (1914, S. 132; vgl. auch FIGDOR 1897) die Mitteilung gebracht, daß bei dieser Pflanze somatische Parthenogenesis herrsche. Die ausführliche Darstellung durch OEHLER (1927) zeigte, daß die Embryosackmutterzelle ein typisches Synapsisstadium durchläuft und dann in eine Art Diakinese übergeht. „Im Kernraum verteilt liegen 32—36 große Chromosomen, die alle schon der Länge nach geteilt sind.“ Ein Vergleich mit den entsprechenden Stadien der Pollenentwicklung zeigte nämlich, daß keine Chromosomenpaarung, sondern eine Längsspaltung der einzelnen Chromosomen vorliegt, so daß sich also die erste Teilung der Embryosackmutterzelle rein

äquationell vollzieht. Im weiteren Verlaufe werden so wie bei den parthenogenetischen *Alchemilla*-Arten vier diploide Makrosporen gebildet, von welchen eine und zwar, wenn wir das Ovulum als anatrop auffassen (vgl. darüber S. 132, Fußnote), die unterste zum achtkernigen Embryosack auswächst. In diesem verschmelzen die Polkerne und die Eizelle wird zum Embryo. — Im Gegensatz zu OEHLER fand SUESSENGUTH (1927, S. 305) im Griffel zahlreiche Pollenschläuche, „ein Umstand, durch den die Frage der Apogamie (Pseudogamie?) in anderem Lichte erscheint“.

Vincetoxicum. Das Vorkommen von Polyembryonie bei *V. nigrum* und *medium* ist schon lange bekannt (ältere Literatur bei A. BRAUN 1860). Ihre Entstehung wurde aber z. T. falsch erklärt, so von CHAUVEAUD (1892a, b, c), obwohl schon HOFMEISTER (1858, S. 125) eine richtige Erklärung von der Bildung des Embryos gegeben hatte. Dieser hatte bei *Cynanchum nigrum* gesehen, daß aus der befruchteten Eizelle durch Zellteilungen eine Gewebsmasse entsteht, die das obere Drittel des Embryosackes vollständig ausfüllt. „Aus der unteren Fläche dieses Zellkörpers sproßt in das inzwischen geschlossene Endosperm hinein ein Zellfaden, dessen Endzelle zum Embryokügelchen sich umwandelt.“ SEEFELDNER (1912) und GUIGNARD (1922a) verfolgten die Entwicklung dieses „Vorkeimträgers“ genauer und sahen, daß aus ihm ein oder mehrere Embryonen hervorsproßten, von denen bald einer über die anderen dominiert. Die Polyembryonie beruht also auf Embryonal-sprossung. Vgl. S. 471, Abb. 60, Fig. 5, 6; ferner die Angaben FRANCINIS (1927a) über *Cynanchum acutum*.

Adoxa. Bei *A. moschatellina* beobachtete LAGERBERG (1909) einen vereinzelt Fall von Polyembryonie. In einem Endosperm lagen zwei dicht aneinanderliegende Embryonen, von denen einer etwas weiter vorgeschritten war. Er glaubt, daß es sich in diesem Falle um eine Spaltung einer anfangs einheitlichen Anlage handelt, zumal es hie und da vorkommt, daß sich die Eizelle durch eine Längswand in zwei gleichwertige Zellen teilt. „Vielleicht kann jede dieser Zellen in einen Embryo auswachsen“.

Coffea. Unechte Polyembryonie bei *C. arabica*, *liberica* und *Laurentii* (HANAUSEK 1895, v. FABER 1912). Nach v. FABER ist es jedoch nicht ganz sicher, ob wirklich falsche Polyembryonie vorliegt. Er vermutet, daß in diesen Fällen von Anfang an zwei getrennte Samenanlagen im Fruchtfach bestehen, „was aus dem Vorhandensein von zwei getrennten Samenhäutchen um die beiden Samen gefolgert werden darf, oder aber die Spaltung mußte schon sehr frühzeitig, noch vor der Bildung des einzigen Integuments geschehen sein“.

Cephalaria. BRAUN (1860) zitiert Beobachtungen COULTERS über das Auftreten zweier Keimlinge in einem Samen von *C. alpina*. (Vielleicht auch keine wirkliche Polyembryonie).

Scabiosa. BRAUN (1860, S. 153) fand bei *S. atropurpurea* unter 50 Samen einen, der zwei Keimlinge enthielt, und zwar „verwachsene, ganz wie bei dem von SCHLEIDEN abgebildeten Monstrum von *Vincetoxicum nigrum*“.

Cucurbita. Bei kultivierten Kürbis-Arten beobachtete HAGEDOORN (1924), daß unter 106 weiblichen Blüten von 18 verschiedenen Formen nicht eine einzige Samen erzeugte, wenn sie sorgfältig vor

Bestäubung geschützt waren. Unter sehr vielen Bastarden zwischen verschiedenen Handelssorten des kultivierten Kürbis wurden fünf Kombinationen angetroffen, bei welchen bestimmte Pflanzen Früchte bildeten und lebensfähige Samen aus nicht befruchteten weiblichen Blüten erzeugten und zwar: *Bush-squash* \times *Türkenbund*, *Poire bicolore* \times *Türkenbund*, *Melon-squash* \times *Türkenbund*, *Cococelle* \times *Courgeron de Genève* und *Vegetable marrow* \times *Mirakel ohne Schale*. In vier von diesen fünf Fällen zeigte die Nachkommenschaft dieser parthenogenetischen Samen eine deutliche Aufspaltung in dem Sinne, daß rezessive Charaktere von jedem Elter, die in den Hybriden nicht zu sehen waren, wieder bei den F_2 -Pflanzen und zwar oft in neuen Kombinationen auftraten. Zytologische Untersuchungen liegen nicht vor. MONTANELLI (1907) beobachtete in der Pollenentwicklung von *C. pepo* verschiedene Unregelmäßigkeiten und Degenerationerscheinungen.

Cucumis. KIRCHNER (1904) erhielt von neun sorgfältig isolierten weiblichen Blüten der kultivierten Gurke eine einzige, kleine Frucht mit wohl ausgebildeten Samen. Von diesen waren 17 taub und 78 normal aussehend, aber etwas leichter als gewöhnlich. Alle die Samen erwiesen sich als keimfähig. Ältere Literaturangaben bei WINKLER (1908, S. 349); über angebliche Parthenogenesis vgl. auch THOMAS (1911).

Bryonia. Gestützt auf Beobachtungen FOCKES, der an augenscheinlich isolierten weiblichen Exemplaren von *B. dioica* Früchte beobachtete und aus ihnen neue Pflanzen und zwar nur weibliche ziehen konnte, machte BITTER (1906) neue Versuche mit isolierten weiblichen Exemplaren im Gewächshaus. In der Hauptvegetationszeit erhielt er keine Früchte. Gegen Mitte September trat eine Fruchtbildung ein, aber diese Früchte gelangten nicht zur Reife. Erst gegen das Ende der Vegetationsperiode erhielt er einzelne voll ausgebildete Beeren mit Samen, von denen nur ein kleiner Teil keimfähig war. Im Verhältnis zur Größe der Pflanze und zur Zahl der Blüten war die Ausbeute an Samen außerordentlich gering. Im nächsten Frühjahr erhielt BITTER aus diesen Samen neun sämtlich männliche Pflanzen. Eine Nachprüfung dieser „botanischen Analogie zur Drohenbrütigkeit der Honigbiene“ wäre dringend erwünscht.

Aster. Bei *A. sibiricus* werden nach PALM (1914b) Makrosporen-Tetraden gebildet, deren weitere Entwicklung in den meisten Fällen gestört erscheint. „Eine der Epidermiszellen des Nuzellus scheint nämlich in die Tetrade hineinzuwachsen, wo sie vermutlich die normalen Tetradenzellen verdrängt.“ Außerdem beschreibt PALM einen Fall, wo eine normale Tetrade durch einen Embryosack verdrängt wird, „dessen Ursprung wahrscheinlich in einer Zelle der Chalaza, nahe der Basis der Tetrade zu suchen ist“. Diese unvollständigen Beobachtungen deuten auf Aposporie hin. — Hier muß auch auf gewisse zweifelhafte Bildungen der Antipodenregion von *A. Novae Angliae* und *undulatus* hingewiesen werden. Bei ersterer Art fand CHAMBERLAIN (1895) die unterste Antipode (?) bedeutend vergrößert; sie soll eine wirkliche Eizelle enthalten. OPPERMAN (1905) fand oberhalb der Antipodenzellen eine „antipodal oosphere“, welche sogar befruchtet wird. Über die erstere Angabe vgl. die kritischen Nachuntersuchungen und Besprechungen bei PALM (1914, 1915) und CARANO (1921). Von den angenommenen Möglichkeiten ist wohl die wahrscheinlichste, daß die unterste „Antipode“

ein aposporischer Embryosack ist. SCHÜRHOFF (1926b, S. 696) hält die „antipodal oosphere“ von *A. undulatus* für eine beweglich gewordene Synergide. — Vgl. ferner CHAMBERLAIN (Bot. Gaz. 65, 1918, S. 571f.).

Erigeron. Bei *Erigeron annuus* wurde von HOLMGREN (1919) und TAHARA (1921) somatische Parthenogenesis festgestellt. Ersterer untersuchte eine vom Typus des *E. annuus* etwas abweichende Form und spricht von *E. cfr. annuus*. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt nach dem *Antennaria*-Typus. Die Embryosackmutterzelle zeigt Prophasen der heterotypischen Teilung, Synapsis und Diakinese, in der letzteren keine Chromosomenbindung. Die Tochterkerne erhalten die somatische Chromosomenzahl (nach HOLMGREN $2x = 27$, nach TAHARA $2x = 26$). Eine lange Ruhezeit wird von HOLMGREN zwischen dem ersten und dem zweiten Teilungsschritt beobachtet, also keine Interkinese. Die Polkerne verschmelzen stets und zwar sehr frühzeitig. Die Endospermibildung findet nach HOLMGREN Hand in Hand mit der Embryoentwicklung statt, nach TAHARA kann sie auch hinter dieser zurückbleiben, so daß man bisweilen neben einem vielzelligen Embryo einen noch ungeteilten Endospermkern findet.

HOLMGREN beobachtet in der Pollenentwicklung eine Diakinese mit gepaarten und ungepaarten Chromosomen und zwar war die Zahl der gepaarten 3, 4 oder 5, also nie das Maximum der möglichen Bindungen, wenn man die Art als triploid betrachtet. Dennoch und ferner trotz einer Anaphase mit verspäteten Chromosomen kommt es zu ziemlich gleichmäßiger Chromosomenverteilung an den Polen; Zwergkerne wurden nicht beobachtet und die beiden Dyadenkerne zeigten gleiche Größe. Die homöotypische Teilung und die Tetradenkerne, ferner die fertigen Pollenkörner sind von normalem Aussehen. Die Keimfähigkeit des Pollens wurde nicht untersucht. TAHARA fand dagegen in seinem Material gestörte hetero- und homöotypische Teilung. Die Zahl der „Tetradenkerne“ betrug 3, 4, 5 oder mehr. Die Pollenkörner waren ungleich groß und enthielten nur einen Kern, während sie bei normalsexuellen Arten der Gattung in gleichem Stadium mehrkernig waren.

In jüngster Zeit fand auch MACDONALD (1927), daß *E. annuus* eine parthenogenetische Entwicklung des Embryosackes nach dem *Antennaria*-Typus aufweist, und zeigte, daß im Anschluß an Kastrationsversuche Achaenen mit lebensfähigen Embryonen entstehen. *E. strigosus* stimmte mit *annuus* überein, wogegen sich *E. philadelphicus* als normalsexuell erwies.

In *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* fand CARANO (1919a, 1920, 1921, 1924) eine partiell-parthenogenetische Pflanze. In einem und demselben Körbchen können diploide und haploide Embryosäcke gebildet werden. (Über die Entwicklung der haploiden Embryosäcke vgl. S. 217 und 236). Die diploiden Embryosäcke entwickeln sich nach dem *Antennaria*-Typus aus einer Embryosackmutterzelle, die eine halbheterotypische Teilung erfährt. Es treten aber auch bisweilen Stadien in der Entwicklung der Embryosackmutterzelle auf, die eine Zwischenstellung zwischen der Entwicklung eines diploiden und eines haploiden Embryosackes einnehmen. Es scheint bisweilen, daß die vier haploiden Tetradenkerne zu zwei und zwei miteinander verschmelzen können; ferner wurden Pseudoamitosen bei Kernen der Embryosackmutterzelle beobachtet. Ein parthenogenetischer Embryosack zeigte

Polyembryonie: außer dem Eiembryo noch einen zweiten, der wahrscheinlich der Basis des Nuzellus entstammt.

Die Pollenentwicklung geht in den sexuellen Blüten normal vor sich, wogegen die in den parthenogenetischen Blüten vielfach gestört ist: gepaarte und ungepaarte Chromosomen, Zurückbleiben einzelner Chromosomen, Pollentetraden mit überzähligen kleinen Zellen; der größte Teil des Pollens ist degeneriert.

Eupatorium. Der Embryosack von *E. glandulosum* entwickelt sich nach HOLMGREN (1916, 1919) nach dem *Antennaria*-Typus. Der Kern der Embryosackmutterzelle zeigt ein auffallend langes Ruhestadium, während dessen sich diese stark in die Länge streckt; dann aber tritt er sehr rasch in die somatisch verlaufende Teilung. Eine Synapsis kommt nicht vor und ein diakineseähnliches Stadium zeigt langgestreckte, mehr oder weniger gebogene Stäbchen, die in der somatischen Zahl auftreten. Durch die folgenden simultan verlaufenden Kernteilungen entsteht ein achtkerniger Embryosack mit anfangs zwei oder drei Antipodenzellen, die später eine Zell- oder Kernvermehrung erfahren können. Die Polkerne verschmelzen entweder miteinander zu einem großen primären Endospermkern oder teilen sich ohne vorausgehende Verschmelzung. Im ersteren Falle folgt eine zelluläre Endospermbildung, wobei die erste Wand in der Längs- oder in der Querrichtung orientiert sein kann. Wenn die Verschmelzung der Polkerne unterbleibt, können sich diese zunächst ohne Wandbildung teilen. Vermutlich kommt es aber weiterhin zu Wandbildung, denn mehr als vier freie Endospermkerne hat der Autor nicht gesehen. Die Embryobildung folgt der Endospermbildung nach. Vgl. im übrigen Abb. 63.

Die Pollenbildung dieser somatisch-parthenogenetischen Art zeigt in den Prophasen der Kernteilung der Pollenmutterzellen mehr Anklang an das normalsexuelle Verhalten als die Embryosackmutterzellen. Es tritt wenigstens ein deutliches, wenn auch nicht ganz normales Synapsisstadium auf und eine Diakinese, die kurze, durch ihre rechteckige Form Längsspaltung andeutende Chromosomen in der somatischen Zahl enthält. Zwischen beiden Stadien wurde ein eigentümliches „Kontraktionsstadium“ beobachtet. In den zentralen Blüten der Köpfchen folgt auf diese Diakinese ohne Chromosomenbindung eine Durchführung der Teilung der Chromosomen, die verschiedene Formen aufweist, die sich auf drei Haupttypen verteilen lassen. Erstens kann eine reine Äquationsteilung stattfinden, bei der sämtliche Spaltheilfäden der Chromosomen an die Spindelpole gleichmäßig abgegeben werden, ein ziemlich seltener Fall. Zweitens wird die Mehrzahl der Chromosomen wie früher äquationell geteilt, während die übrigen ungeteilt an die Pole wandern, und dies ist das vorherrschende Verhalten. Drittens kann die Mehrzahl der Chromosomen ungeteilt an die Pole abgegeben werden und nur ein Teil derselben wird äquationell geteilt. Die beiden letzteren Fälle führen natürlich zu einer teilweisen Reduktion der Chromosomenzahl in den Tochterkernen. Nach Abschluß der ersten Teilung treten diese entweder in das Ruhestadium, wobei eine Wand zwischen ihnen angelegt wird¹⁾; oder es folgt ein zweiter Teilungsschritt, der womöglich noch

¹⁾ HOLMGREN (1919, S. 72) äußert die Vermutung, daß diese Wandbildung durch eine starke „Somatisierung der ersten Teilung“ bedingt wäre.

größere Unregelmäßigkeiten aufweist als der erste. Die Unregelmäßigkeiten äußern sich in pseudoamitotischen Bildern, in dem Auftreten von Zwergkernen und zurückbleibenden Chromosomen, darin daß die Verteilung der Chromosomen nicht rein äquationell verläuft usw. Es entstehen fast nie deutliche Tetraden, meist finden sich überzählige Zellen mit den Zwergkernen. Auch diese Zellen können sich abrunden und mit einer Exine umgeben. Soviel über die trotz ihrer Mannigfaltigkeit doch recht übersichtlichen Bilder in den zentralen Blüten. In den peripheren Antheren haben sich die Pollenmutterzellen zur Zeit der Diakinese schon abgerundet und sind in den Pollensäcken untereinander zu perlschnurartigen Ketten verbunden. Es kommt dabei vor, daß die Wand zwischen ihnen mehr oder weniger aufgelöst ist, so daß alle Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse liegen und dadurch erklären sich zum Teil die späteren Unregelmäßigkeiten. An die durch kurze, gespaltene, ungepaarte Chromosomen ausgezeichnete Diakinese schließt sich der erste Teilungsschritt, der vorwiegend äquationell verläuft. Doch ist die Zahl der zurückbleibenden Chromosomen groß, wodurch sich die Zwergkernbildung erklärt. Nach dem ersten Teilungsschritt können die Kerne in das Ruhestadium eintreten und Pollendyaden entstehen. Der zweite Teilungsschritt, wenn ein solcher stattfindet, weist Unregelmäßigkeiten in Form verspäteter Chromosomen, Zwergkerne, ungleicher Größe der Tochterkerne u. dergl. auf. Durch die erwähnte Unterdrückung der Wandbildung zwischen den Pollenmutterzellen, ferner dadurch, daß zwischen den Tochter- und Enkelkernen häufig die Wandbildung unterbleibt, entsteht ein einheitlicher Protoplasmastrang, in welchem sich die Abkömmlinge der einzelnen Pollenmutterzellen oft nicht mehr deutlich abgrenzen lassen. „Früher oder später zerfällt der Plasmastrang, wodurch eine Anzahl getrennter Plasmaklumpen mit variierender Kernzahl entsteht. Diese getrennten Plasmaklumpen können auch früher entstanden sein, denn mitunter kann man in ihnen ungeteilte Pollenmutterzellkerne finden. Es läßt sich somit nicht immer entscheiden, welcher Teilung (der ersten oder der zweiten) die in diesen Konglomeraten vorhandenen Spindeln angehören. Das Studium des Entwicklungsverlaufes wird außerdem auch durch andere Komplikationen erschwert, welche in der Form von Verschmelzungen zwischen Spindeln und Kernen dazukommen.“ Neben diesem gewöhnlichen Ablauf, der in den zentralen und peripheren Blüten trotz der Verschiedenheit das eine gemeinsam hat, daß er von Diakinesen ohne Chromosomenbindung ausgeht, kommen aber auch vereinzelte Stadien vor, die einem anderen Entwicklungstypus angehören, nämlich Diakinesen, „in denen einige der Chromosomen eine unzweideutige Affinität aufweisen, die bisweilen einer tatsächlichen Geminibildung sehr nahe kommt“, und ziemlich heterotype Spindelfiguren.

Im ganzen sehen wir also bei *Eupatorium glandulosum* eine Pollenentwicklung, die am ehesten mit derjenigen von *Hieracium pseudoillyricum* (vgl. S. 515 f.) vergleichbar ist. Sie unterscheidet sich von dieser aber durch das Vorkommen eines Synapsiszustandes, durch die gedrungenere Gestalt der Chromosomen in der Diakinese, während bei *Hieracium pseudoillyricum* die Chromosomen ein mehr somatisches Aussehen haben, was übrigens auch ausnahmsweise bei *E. glandulosum* vorkommt. Ferner bleibt bei der genannten *Hieracium*-Art die Pollenentwicklung in der

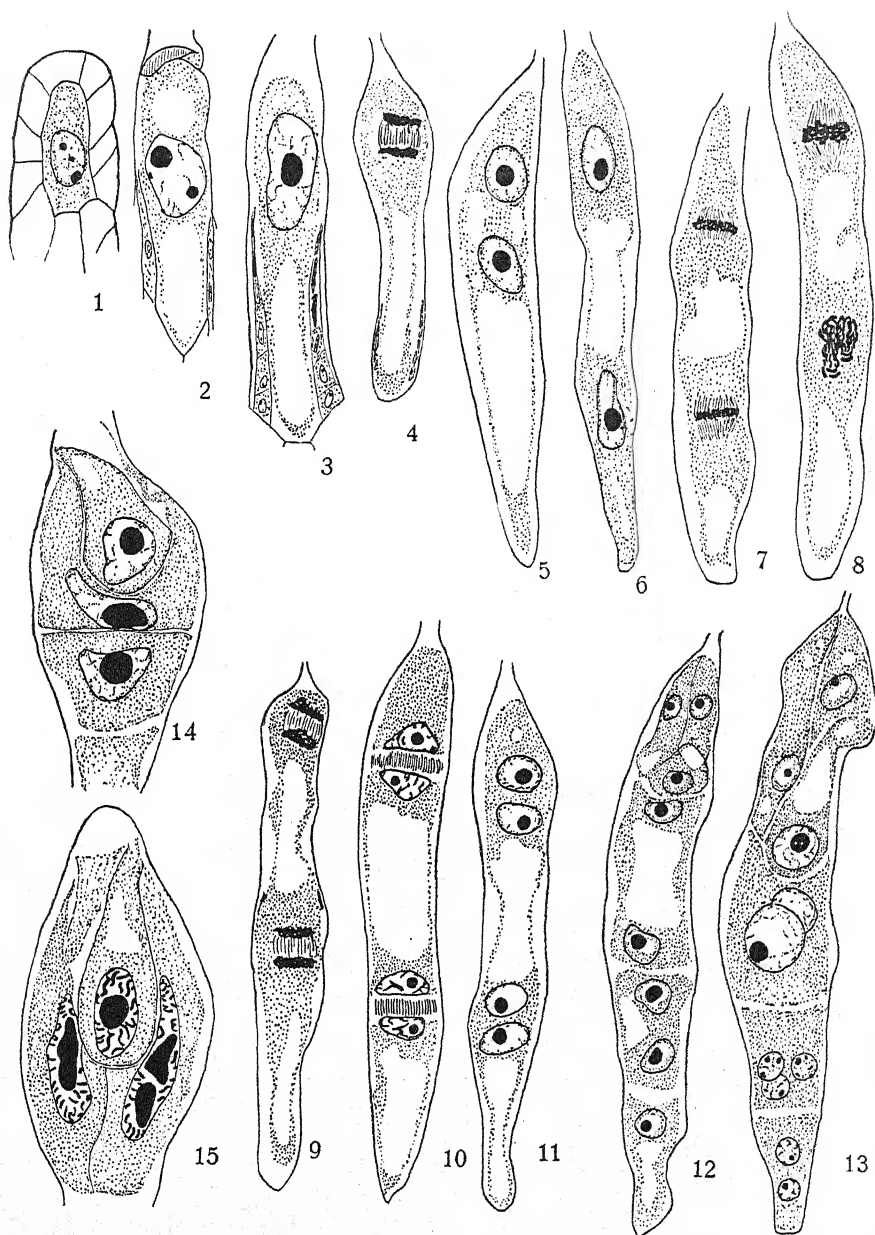


Abb. 63. Parthenogenetische Embryosackentwicklung von *Eupatorium glandulosum*. Fig. 1. Embryosackmutterzelle mit ruhendem Kern. — Fig. 2, 3. Wachstum der Embryosackmutterzelle. — Fig. 4. Anaphase des ersten Teilungsschrittes. — Fig. 5, 6. Zweikerniger Embryosack. — Fig. 7—9. Zweiter Teilungsschritt. — Fig. 10, 11. Vierkerniger Embryosack. — Fig. 12. Achtkerniger Embryosack mit zwei Antipodenzellen und noch voneinander entfernt liegenden Polkernen. — Fig. 13. Embryosack mit beisammen liegenden Polkernen. — Fig. 14. Stadium mit zwei durch eine wagrechte Wand getrennte Endospermzellen. — Fig. 15. Dasselbe, jedoch Endospermzellen durch eine Längswand getrennt und Eikern und Endospermkern in Prophase. Nach HOLMGREN.

Regel im Dyadenstadium stehen, während bei *E. glandulosum* oft der zweite Teilungsschritt stattfindet und vielfach deutlich reduzierend ist. Schließlich ist noch hervorzuheben, das Vorkommen von „Rückschlägen zum heterotypischen Teilungsverlauf“, das sich in einer sehr geschwächten Chromosomenaffinität äußert und die besonderen Unregelmäßigkeiten in den peripheren Antheren von *E. glandulosum*.

Antennaria. Daß sich *A. alpina* apomiktisch in rein weiblichen Exemplaren fortpflanze, wurde zuerst von KERNER (1876) erkannt und durch Kulturversuche erwiesen. Den Nachweis, daß Parthenogenesis vorliege, erbrachte JUEL (1898, 1900 b), der die Entwicklung des Embryosackes unter stetigem Vergleich mit der normal-sexuellen *A. dioica* verfolgte. Die Tetradenbildung unterbleibt („*Antennaria*“-Typus) und die Embryosackmutterzelle wird zum Embryosack und die Polkerne verschmelzen nicht. Da die Embryosackmutterzelle wenigstens zum Teil Prophasen der heterotypischen Teilung erkennen läßt, können wir auf somatische Parthenogenesis schließen. In den sehr selten vorkommenden männlichen Pflanzen ist der Pollen degeneriert und nur ganz vereinzelt sah JUEL geringe Mengen abnormen Pollens.

HABERLANDT (1923a) fand, daß in einzelnen Köpfchen hin und wieder Samenanlagen auftreten, deren Embryosackmutterzellen frühzeitig zur Tetradenbildung übergehen. Falls mit der Tetradenbildung Reduktion der Chromosomen verbunden sein sollte, würde sich ergeben, daß auch *A. alpina* zu den partiell parthenogenetischen Pflanzen zu rechnen sei.

Nach GREENE (1898) ist *A. plantaginifolia* parthenogenetisch. Genauere Angaben liegen nicht vor.

LEAVITT und SPALDING (1905) erzielten bei *A. fallax* und *neodioica* unter Ausschluß von Pollen reife Früchte und sahen in untersuchten Samenanlagen normale Embryosäcke und Embryo- und Endosperm Bildung, aber keine Pollenschläuche und Spermatkerne. Sie vermuten parthenogenetische Fortpflanzung auch für *A. canadensis* und *Parlinii*.

Artemisia. *A. nitida* kann nach CHIARUGI (1926 a, b) hier deshalb angeführt werden, weil bei ihr diploide Embryosäcke zur Entwicklung gelangen, welche entweder aposporischen Ursprunges sind oder aus Embryosackmutterzellen entstehen, die wohl zuerst die Prophasen der heterotypischen Teilung zeigen, aber dann zur somatischen Teilung übergehen. Die Embryosackmutterzellen zeigen in bezug auf die Reduktionsteilung dieselben Unregelmäßigkeiten wie die Pollenmutterzellen. 1. Es kann vollständige Chromosomenbindung in der Diakinese stattfinden, wobei, da die Art triploid ist ($2x = 27$), 13 Gemini und ein ungepaartes Chromosom auftreten. Nach der heterotypischen Mitose, bei welcher das Einzelchromosom ungeteilt zu einem Pol wandert, beobachtet man in der Interkinese einen Dyadenkern mit 13 und einen mit 14 Chromosomen. Darauf folgt die homöotypische Mitose, durch welche je zwei Mikrosporen mit verschiedenen Chromosomenzahlen entstehen. 2. Die 27 Chromosomen können in der Diakinese isoliert bleiben. Es folgt darauf eine halbheterotypische Mitose, in welcher die Chromosomen über die ganze Spindel zerstreut sind und sich ohne Ordnung gegen den einen oder den anderen Pol bewegen, so daß oft eine sehr unregelmäßige Verteilung zustande kommt. In einem Falle erhielt eine Dyade 8, die andere 19 Chromosomen. 3. Die ungepaarten Chromosomen nehmen somatische Gestalt an und erfahren eine Längsspaltung. Darauf folgt

eine deutliche Äquationsteilung. In der Interkinese enthalten die Dyadenkerne 27 Chromosomen. Viele Pollenmutterzellen degenerieren in diesem Stadium, aber andere können eine zweite Teilung erfahren und dann folgt entweder eine Degeneration oder es tritt eine unregelmäßige dritte Teilung auf, welche das Aussehen einer Fragmentation hat, wobei sich in der Pollenmutterzelle viele verschieden große Kerne bilden. — Bei der Makrosporenbildung kann man nun diese Arten abnormer Meiosen wiederfinden. Im Nuzellus, wo eine größere Zahl von Embryosackmutterzellen gebildet werden, kann man einige sehen, in denen eine heterotypische Teilung nach Bildung von Gemini stattfindet. Aber öfter treten Embryosackmutterzellen auf, die in der Diakinese 27 kurze, dicke, ungepaarte Chromosomen enthalten und dann eine halbheterotypische Teilung durchführen. Nach der Makrosporenbildung findet man dann den Nuzellus von verschieden großen Kernen erfüllt, die in Degeneration begriffen sind. Es kann dann geschehen, daß irgend eine Zelle der Epidermis des Nuzellus oder seltener eine vegetative Zelle der Chalazaregion sich zu vergrößern beginnt und in die Höhlung des Nuzellus eindringt, die Makrosporen verdrängend und ersetzend. Also Aposporie im Anschluß an unregelmäßige Meiosis.

Bisweilen gehen aber irgendwelche Embryosackmutterzellen zur Äquationsteilung über. Durch diese kann inmitten der degenerierten Makrosporenmasse eine lebensfähige Tetrade von diploiden Zellen entstehen, von der die Bildung eines Embryosackes entsprechend dem *Alchemilla*-Typus ausgeht. Es kann aber auch eine Entwicklung nach dem *Taraxacum*- und möglicherweise auch nach dem *Antennaria*-Typus stattfinden.

Wie auch immer der Embryosack entsteht, aposporisch oder durch eine Makrospore, er bleibt lange Zeit einkernig. Im allgemeinen ist da in ihm zunächst der Kern gegen die Chalaza zu verschoben und über ihm befindet sich eine große Vakuole. Während der einkernige Embryosack sich streckt, verschiebt sich der Kern längs der Seitenwand gegen das mikropylare Ende. Der Nuzellus wird darauf durchbrochen und der Gametophyt wird zwei-, vier- und achtkernig und bei diesen Teilungen ist die diploide Chromosomenzahl nachzuweisen. Es entstehen zwei Synergiden, die Eizelle, die beiden Polkerne, welche verschmelzen, zwei kleine und eine auffallend große Antipode, welche eine sehr weite Vakuole enthält, die bis in die chalazale Region reicht. Manche Gametophyten können inmitten während ihrer Entwicklung unter unregelmäßiger Fragmentation ihrer Kerne degenerieren. Aber auch nach Erlangung ihrer Reife gehen sie, wie der Autor aus zahlreichen Präparaten feststellte, zugrunde, während sich in der Chalazaregion neue diploide Zellen oder in der Entwicklung zurückgebliebene Makrosporen zu neuen Gametophyten entwickeln, welche sich oft in abnormer Richtung ausstrecken. Aber auch diese Gametophyten entwickeln sich nicht weiter, da die Samenanlage degeneriert. Die Pflanze ist, nach dem Materiale, das dem Autor vorlag, zu urteilen, steril.

CHIARUGI (1926b) hält *A. nitida* für eine Form, deren Entstehung wegen ihrer heutigen Relikt-Verbreitung in die prä- oder interglaziale Zeit zurückverlegt werden muß. Die Triploidie ist entweder auf Bastardierung oder auf die Befruchtung von diploiden und haploiden Gameten derselben Art zurückzuführen. Der Autor neigt mehr zu der letzteren Hypothese.

Taraxacum. Die weite Verbreitung der Apomixis in dieser Gattung wurde zuerst durch die ausgedehnten Versuche RAUNKIAERS (1903) erwiesen und zwar für die dänischen Arten: *vulgare* (LAM.) RAUNK., *Gelertii* RAUNK., *intermedium* RAUNK., *Ostenfeldii* RAUNK., *paludosum* SCOP., *speciosum* RAUNK., *decipiens* RAUNK., außerdem für *obovatum* (WILLD.) D. C., *glaucanthum* (LEDEB.) D. C. und *croceum* DAHLST. Da SCHWERE (1896) bei *Taraxacum officinale* den Embryo aus der Eizelle hervorgehen gesehen hatte, glaubte sich RAUNKIAER berechtigt, mindestens die dänischen Arten, die er sämtlich bis auf *T. erythrospermum* ANDRZEJ untersucht hatte, als parthenogenetisch bezeichnen zu dürfen. Den wirklichen Nachweis aber, daß bei den apomiktischen *T. vulgare* (LAM.) RAUNK. und *speciosum* RAUNK. der Embryo aus der Eizelle hervorgehe, hat MURBECK (1904) erbracht. Die Kastrationsergebnisse wurden auch von KIRCHNER (1904) an *T. officinale* bestätigt und die neuere Zeit hat die Zahl der parthenogenetischen Arten noch vermehrt.

Die Entwicklung des Embryosackes nach dem „*Taraxacum*-Typus“ wurde von JUEL (1904, 1906) und SCHKORBATOW (1912) an *T. officinale*, von SEARS (1917, 1922) an *T. vulgare* (LAM.) SCHRK. und *laevigatum* (WILLD.) D. C., von OSAWA (1913b) an *T. albidum* (vgl. Abb. 64, Fig. 1—6), von STORK (1920) an *T. erythrospermum* nachgewiesen. Im allgemeinen liefert die chalazale der durch die erste Teilung der Embryosackmutterzelle gebildeten Zellen den Embryosack, nur bei *T. laevigatum* scheint bisweilen die mikropylare Dyade die begünstigte zu sein. Daß an Stelle der normalen Reduktionsteilung eine halbheterotypische Teilung zur Bildung eines diploiden Embryosackes führt, wurde für *T. officinale* von JUEL (1906) gezeigt und OSAWA (1913b) und SEARS (1922) kamen an ihrem Materiale zu übereinstimmenden Ergebnissen. Der letztgenannte stellte aber auch fest, daß bei *T. laevigatum* außer einem die Regel bildenden halbheterotypischen Vorgange, den er Ameiosis nennt, noch andere Teilungsvorgänge in der Embryosackmutterzelle auftreten können: nämlich eine ziemlich typisch verlaufende Reduktionsteilung, ferner ein unregelmäßiger Teilungsvorgang, der zu einer ungleichmäßigen Verteilung der Chromosomen auf die beiden Dyadenzellen führt, und endlich kann Amitose eintreten. Das Vorkommen von wirklicher Reduktion ist deshalb von Interesse, weil es auf partielle Parthenogenesis hinweist. Die beiden zuletztgenannten unregelmäßigen Vorgänge, ungleichmäßige Verteilung und die sogenannte „Amitose“ erklären die Sterilität, die nach SEARS (1917) bei 15—20% der reifen Achaenen von *T. laevigatum* auftritt. Ähnliche Beobachtungen machte SCHKORBATOW (1912) an *T. officinale* insofern, als er in manchen Blüten Vergrünungserscheinungen und in den Fruchtknoten solcher Blüten an Stelle der Samenanlage gekrümmte zapfenartige Gewebekörper fand, die keine Spur eines Gametophyten enthielten.

Daß Parthenogenesis nicht die einzige Fortpflanzungsart innerhalb der Gattung sei, wie es die Untersuchungen RAUNKIAERS und MURBECKS vermuten ließen, zeigte ROSENBERG (1909b), indem er an *T. confertum* normale Reduktionsteilung feststellte, und IKENO (1910) und OSAWA (1913b) wiesen normalsexuelles Verhalten durch Experiment und zytologische Methode für *T. platycarpum* nach (vgl. Abb. 64, Fig. 7—11). In demselben Sinne weisen übrigens auch Beobachtungen der Systematiker, die Bastarde innerhalb der Gattung beschrieben haben.

Der Pollen der parthenogenetischen Arten ist im allgemeinen in mehr oder weniger hohem Maße degeneriert. JUEL (1906) fand in der Entwicklung des Pollens von *T. officinale*, daß bei der heterotypischen Teilung „einzelne Tochterkerne oder kleinere Gruppen derselben auf Abwege geraten; denn überzählige kleine Tochterkerne werden sehr oft

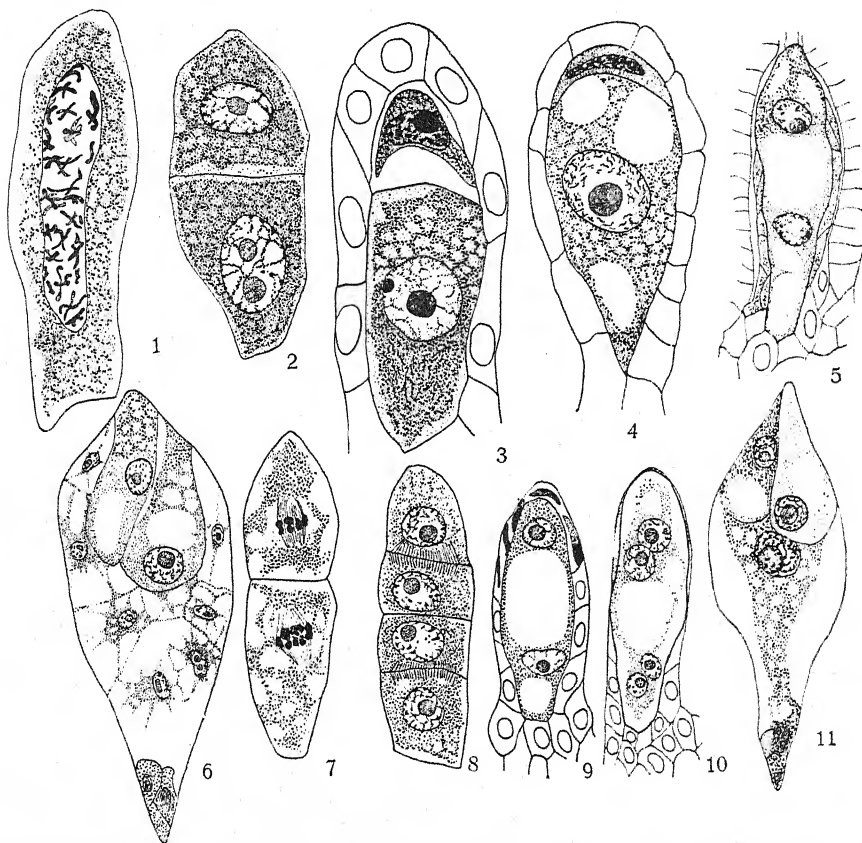


Abb. 64. Normalsexuelle und apomiktische Fortpflanzung bei der Gattung *Taraxacum*. Fig. 1—6. Embryosackentwicklung bei *T. albidum* (parthenogenetisch). Fig. 1. Embryosackmutterzelle mit großem, langgestrecktem Kern, der in Paaren liegende lange Chromosomen enthält. Fig. 2. Dyadenzellen. Fig. 3. Die obere Dyade in Degeneration. Fig. 4. Die untere Dyade wird zum Embryosack (Vakuolisierung). Fig. 5. Zweikerniger Embryosack. Fig. 6. Schnitt durch einen Embryosack mit der Eizelle, einer der Synergiden, Endospermzellen und z. T. degenerierten Antipoden. — Fig. 7—11. Embryosackbildung von *T. platycarpum* (normalsexuell). Fig. 7 und 8. Normale Tetradenbildung. Fig. 9. Zweikerniger Embryosack. Fig. 10. Vierkerniger Embryosack. Fig. 11. Fertiger Embryosack. Nach OSAWA. Vergr.: Fig. 1, 7, 8 1700 fach, Fig. 2, 3, 4, 9 1300 fach, Fig. 5, 11 600 fach, Fig. 6 410 fach, Fig. 11 900 fach.

gebildet, wie bei *Hemerocallis fulva*. Wahrscheinlich kommt es auch vor, daß ein- oder mehrere Chromosomen ungeteilt in den einen Tochterkern gelangen, denn im zweiten Teilungsschritt sind oft die Chromosomenzahlen der beiden Kernspindeln verschieden.“ SEARS (1917) fand bei *T. vulgare* in vielen Antheren Pollen, in normalen Tetraden sich bildend,

aber bei dieser Art auch noch so, wie bei *laevigatum*, unregelmäßige, z. B. aus zwei großen und zwei kleinen Körnern bestehende oder mehr als vierzellige Tetraden. Bei *T. laevigatum* traten auch paarweise beisammenliegende Pollenkörner auf, was auf eine ähnliche Unterdrückung der homöotypischen Teilung hindeutet, wie sie bei der Entwicklung des Embryosackes stattfindet. Solchen Pollen in Paaren fand auch OSAWA (1913b) bei *T. albidum*, wo in früheren Entwicklungsstadien ebenfalls die Folgen von gestörter Reduktionsteilung in Form versprengter Chromosomen und Amitosen zutage traten. Das Auftreten von pollenlosen Blüten, d. h. wohl von solchen, in denen infolge frühzeitiger Degeneration die Ausbildung von Pollen unterdrückt ist, wurde von RAUNKIAER und MURBECK u. a. bei verschiedenen Arten beobachtet und die Unfähigkeit des Pollens zum Keimen von KIRCHNER (1904) festgestellt.

Chondrilla. JUEL (1912) stellte, angeregt durch das Ergebnis von Kastrationsversuchen, die RAUNKIAER an *Ch. juncea* vorgenommen hatte, an dieser Pflanze somatische Parthenogenese fest. Der Embryosack entwickelt sich nach dem *Taraxacum*-Typus und zwar wird die untere Dyade zum Embryosack. Die Pollenentwicklung ist deshalb bemerkenswert, weil sie einen weitgehenden Parallelismus zur Embryosackbildung zeigt. In der Diakinese der Pollenmutterzellen treten meist ungepaarte Chromosomen auf, die eine Längsspaltung erfahren. Selten wurde eine oder andere Paarung beobachtet. In der Anaphase erfolgt eine etwas unregelmäßige Verteilung der Chromosomen an die Pole. Die Pollenmutterzelle teilt sich in der Regel so wie die Embryosackmutterzelle nur ein einziges Mal, die beiden Tochterzellen werden von einer typischen Exine umgeben und ihr Inhalt zeigt die normale Menge von Protoplasma¹⁾.

Hieracium. Die Kastrationsversuche, die OSTENFELD und RAUNKIAER (1903) und OSTENFELD (1904a, 1904b, 1906) an einer größeren Zahl von Arten unternahmen, ergaben vielfach Apomixis. Die folgende Liste gibt die apomiktischen Arten nach OSTENFELD (1906) wieder [normal-sexuelle Arten in Klammern beigelegt]:

Sektion *Pilosella*: *pilosella*²⁾, *flagellare*, *substoloniflorum*, *aurantiacum*, *excellens* [auricula];

„ *Archieracium*: *glaucum*, *Bornmülleri*, *neocerinthe*, sp. (*Cerinthoidea*), *silvaticum marginellum*, *caesium forma hyparcticum*, *danicum*, *dovrense groenlandicum*, sp. aff. *strictum*, *rigidum* f., *virosum*, *albidum* [umbellatum].

„ *Stenotheca*: [venosum, Gronowii].

Bei der Fortsetzung der Kastrationsversuche durch OSTENFELD (1910) wuchs die Zahl der apomiktischen in sect. *Archhieracium* auf 60, in sect. *Pilosella* auf 14 an. Innerhalb der ersteren erwiesen sich Formen von *H. umbellatum* als normalsexuell, nur var. *linearifolium* als apomiktisch.

¹⁾ Auffallend ist der Schlusatz der sehr kurzen Mitteilung des Autors: „In späteren Stadien der Embryosackentwicklung bildet sich ein mächtiger Obturator aus den basalen Zellen der Samenknoepe aus, der in die Mikropyle hineinwächst und dieselbe vollkommen ausfüllt.“

²⁾ ROSENBERG (1908) fand eine Form von *pilosella*, welche in Kopenhagen stets steril war und stets normale Embryosackentwicklung zeigte. Ihre Sterilität rührte vom Ausbleiben des Pollenschlauches her.

Die gleichzeitig unternommenen Kreuzungsversuche *pilosella* ♀ × *aurantiacum* ♂ ergaben intermediäre Bastarde mit herabgesetztem Fruchtungsvermögen. Nach Kastration entstehen überraschenderweise keine Nachkommen des Bastardes. Es wurden ferner die Bastarde *excellens* ♀ × *aurantiacum* ♂ und *excellens* ♀ × *pilosella* ♂ erzeugt.

Nicht so ausgedehnt waren die Ergebnisse KIRCHNERS (1904), der an *H. aurantiacum*, und MURBECKS (1904), der an *H. grandidentens*, *serratifrons* subsp. *crispatum* und *colophyllum* subsp. *leiopogon* apomiktische

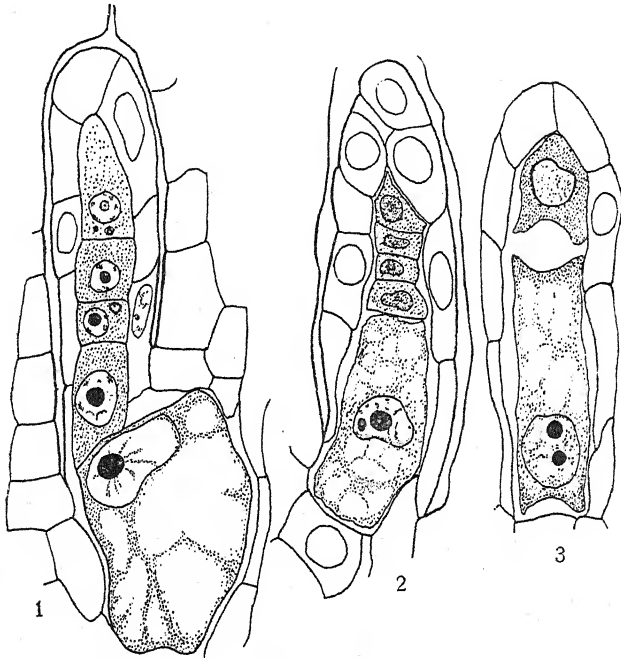


Abb. 65. Verschiedene Entwicklungsweisen diploider Embryosäcke bei *Hieracium excellens*. Fig. 1. Unterhalb der Tetradenreihe wird eine somatische Zelle zum Embryosack; in zwei Tetradenzellen sind Kleinkerne sichtbar. — Fig. 2. Unterhalb der Tetradenreihe eine große Zelle, die zum Embryosack wird. — Fig. 3. Seltener Fall: Die Embryosackmutterzelle hat sich geteilt und die untere Tochterzelle wird zum Embryosack (*Taraxacum*-Typus). Nach ROSENBERG.

Fortpflanzung beobachtete; aber diese Forscher stellten auch fest, daß der Embryo aus der Eizelle hervorgeht. Nur in drei Fällen sah MURBECK zwei Keime, von denen einer aus der Eizelle und einer aus einer Synergide entstanden war. Die Untersuchung des OSTENFELDSchen Materiales, die ROSENBERG (1906, 1908) vornahm, und die sich auf die apomiktischen Arten *aurantiacum*, *excellens* und *flagellare* erstreckte, ergab aber weit kompliziertere Verhältnisse (vgl. Abb. 65):

1. Die Embryosackentwicklung von *excellens* und *flagellare* verläuft in bestimmten Fällen vollkommen normal und dadurch können Embryosäcke mit haploider Chromosomenzahl entstehen.

2. In einigen seltenen Fällen teilt sich die Embryosackmutterzelle ohne Reduktion und die untere Dyade wird zum Embryosack (*Taraxacum*-Typus).

3. In vielen Samenanlagen wird eine somatische Zelle zum diploiden Embryosack; diese Zelle liegt oft hinter der Tetradenreihe, aber auch weiter entfernt in der Chalazaregion (aposporische Entwicklung des Embryosackes).

Im einzelnen wäre zunächst noch hervorzuheben, daß in späteren Stadien oft eine Konkurrenz zweier Embryosäcke in einem und demselben Ovulum zu beobachten ist, ohne daß man sicher feststellen kann, welcher der normale und welcher der aposporische ist¹⁾. In einem Ausnahmefall sah ferner ROSENBERG einen typisch gebauten haploiden und darunter einen aposporischen Embryosack mit der diploiden Chromosomenzahl, dessen acht Kerne sich simultan teilten und einen 16-kernigen Embryosack liefern mußten. Bei *H. aurantiacum* werden fast nur Embryosäcke aposporischen Ursprunges gebildet. Diese entstehen sehr frühzeitig in der Zeit der Tetradenbildung und gehen gewöhnlich aus einer Epidermiszelle des Nuzellus hervor, welche die Tetrade verdrängt; vielleicht kommt aber bei dieser Art noch eine andere Embryosackbildung vor: durch eine normale Reduktionsteilung entstehen zwei zweikernige Dyaden und aus der chalazalen entsteht nach Verschmelzung der beiden Kerne ein diploider Embryosack. Das Beobachtungsmaterial, auf das sich die letztere Angabe stützt, ist nach dem Autor selbst gering und jedenfalls diese Bildung sehr selten. Ähnliche, aber doch nicht ganz übereinstimmende Verhältnisse zeigte ein Garten-*aurantiacum* (SCHNARF 1919), wo sehr häufig zwei, aber auch mehr Embryosäcke in einer Samenanlage auftraten. Recht häufig traten auch in jedenfalls aposporischen Embryosäcken neben den gewöhnlichen Zellen eines Embryosackes solche auf, die überschüssig waren und bisweilen das Aussehen einer Eizelle hatten. Vorgeschrittene Stadien zeigten überhaupt manchmal schwer zu deutende Stadien, wie auch Beobachtungen HABERLANDTS (1921 b) zeigen (vgl. S. 467, Abb. 59, Fig. 4). Dieser stellt z. B. einen Fall dar, wo von zwei übereinanderliegenden Embryosäcken der untere einen mehrzelligen Embryo und außerdem drei große Kerne enthielt. Der Autor läßt die Wahl zwischen zwei Deutungen: Entweder ist der Embryo aus einem Kern eines vierkernigen Embryosackes entstanden oder es sind „die drei großen Kerne aus der Verschmelzung mehrerer Kerne nach Ablauf eines Wundendosperms hervorgegangen“.

Der Embryo entsteht bei den bisher besprochenen Formen parthenogenetisch aus den Eizellen diploider Embryosäcke; daß die Eizelle haploider Embryosäcke befruchtet werden kann, zeigen die besprochenen Kreuzungen und die vielfach beschriebenen natürlichen Bastarde. Außer Parthenogenese kommt aber auch Apogamie vor. Das seltene Auftreten von Synergidenembryonen (MURBECK 1904) wurde schon erwähnt und ist auch bei *H. aurantiacum* (SCHNARF 1919) beobachtet. Vielleicht liefern bei letzterer Pflanze auch überschüssige Eizellen Embryonen. Endospermzellen können ferner solche erzeugen, wie bei *H. excellens* von ROSENBERG (1908, S. 160) und bei *H. aurantiacum* von SCHNARF (1919)

¹⁾ Ein aposporischer Embryosack ist unter Umständen daran zu erkennen, daß er aus einer somatischen Zelle entstanden ist, die außerhalb der Mantelschichte lag.

beobachtet wurde. Ein Antipodenembryo wurde bei *H. flagellare* von ROSENBERG (1908, S. 163) gesehen. Man gewinnt den Eindruck, daß gerade in den aposporisch entstandenen Embryosäcken — und diese überwiegen so sehr bei den Piloselloiden, daß man mit großer Wahrscheinlichkeit einem vorgeschrittenen Stadium diese Entwicklung zuschreiben muß — die physiologische Differenzierung zwischen den Kernen des Embryosackes sehr verwischt ist. In Rücksicht auf die erwähnten apogamen Endospermembryonen ist es von Interesse, daß die Polkerne verschmelzen können oder die Verschmelzung unterlassen, wobei beide in Teilung treten oder nur einer das Endosperm liefert (SCHNARF 1919).

Bei den apomiktischen Hieracien sect. *Archhieracium* entwickelt sich der Embryosack nach dem *Antennaria*-Typus, wie ROSENBERG (1917, S. 117) bei *H. boreale*, *laevigatum*, *lacerum* und *umbellatum* var. *linearifolium* festgestellt hat.

Die Pollenentwicklung der parthenogenetischen Formen ist vielfach sehr unregelmäßig und gestört, wie ROSENBERG (1908, 1917) beobachtet hat. In der Diakinese und der Metaphase der heterotypischen Teilung treten neben den gepaarten ungepaarte Chromosomen auf (Sect. Pilosella) oder die Bildung von Gemini unterbleibt ganz oder fast ganz (*Archhieracium*). Im ersteren Falle können die ungepaarten Chromosomen verschiedenes Verhalten zeigen, indem sie entweder als ganze den Spindelpolen zuwandern oder eine Längsspaltung erfahren und die beiden Hälften an die Pole abgegeben werden. In beiden Fällen entstehen durch die heterotypische Teilung Tochterkerne mit unregelmäßigem Chromosomenbestand, der bisweilen auch größer ist als die Hälfte der somatischen Zahl. Diese unregelmäßige Chromosomenverteilung braucht nicht unbedingt mit Sterilität verbunden zu sein, wie *H. aurantiacum* beweist. Dies zeigt die Tatsache, daß F₁-Bastarde, welche diese Art als Vater und eine Art mit konstanter Chromosomenzahl als Mutter haben, verschiedene Chromosomenzahl besitzen. Im Gegensatz zu *aurantiacum* werden bei *excellens* niemals Pollenzellen mit Exine gebildet, da nach der homöotypischen Teilung Degeneration erfolgt.

Die parthenogenetischen Arten der sect. *Archhieracium* unterscheiden sich von den Pilosellen durch mangelnde Chromosomenbindung. Bei *boreale* ist sie immerhin noch teilweise vorhanden und diese Art bildet einen Übergang von den sich an das *Drosera-obovata*-Schema anschließenden Piloselloiden zu den anderen Archhieracien. Die ungepaarten Chromosomen werden bei der Metaphase der heterotypischen Teilung entweder gespalten oder als ganze an die beiden Spindelpole abgegeben, je nachdem sie im Spindeläquator oder einem Pole näher zu liegen kommen. Mit der großen Zahl der ungepaarten Chromosomen, die sich in der Anaphase durch „Verspätung“ auszeichnen, hängt auch die auffallend große Zahl von überzähligen und Zwergkernen zusammen. Trotzdem ist in reifen Antheren die Zahl der Pollenzellen mit Exine nicht gering, ihre Fertilität aber unbekannt. *H. laevigatum* und *lacerum* zeichnen sich in der Pollenentwicklung durch starke Somatisierung aus, die sich auch darin ausprägt, daß die Pollenmutterzellen eine sehr weitgehende Tendenz zeigen, mit den somatischen Zellen des Antherengewebes im Verband zu bleiben. Die frühen Prophasenstadien machen einen somatischen Eindruck, eine Synapsis kommt nicht zustande. In der Diakinese liegen alle Chromosomen ungepaart und werden in der Anaphase

der heterotypischen Teilung als ganze mehr oder wenig gleichmäßig an die Pole abgegeben („halbheterotypische Teilung“). Mit der Kernteilung ist vielfach eine Zellteilung verbunden. Die beiden Dyadenzellen sind oft ungleich groß und ihre Kerne auffallend verschieden. In beiden kann es zu einer homöotypischen Teilung kommen, so daß also bisweilen eine sukzedane Tetradenteilung zustande kommen kann. Es kommt aber auch eine andere Entwicklung vor. In der Diakinese erfahren die durchaus ungepaarten Chromosomen eine Längsspaltung. Nach ROSENBERGS Auffassung geht die Diakinese direkt in eine Interkinese über, die heterotypische oder vielmehr halbheterotypische Teilung unterbleibt und es folgt gleich die homöotypische Teilung¹⁾. Ein seltener Entwicklungsmodus besteht auch darin, daß die Spindelfigur der halbheterotypischen Teilung zurückgeht und in einen Ruhekern übergeführt wird, der später die homöotypische Teilung durchführt. Möglicherweise steht die Entwicklung des Pollens, wie sie bisher für *laevigatum* und *lacerum* geschildert wurden, in einem ursächlichen Zusammenhang mit dem Nichtfreiwerden der Pollenmutterzellen. Denn ROSENBERG fand, daß in einigen sich verspätet entwickelnden Pollenmutterzellen Paarung der Chromosomen zu beobachten war. In diesen Fällen schlossen die Pollenmutterzellen nicht dicht aneinander, sondern lagen „ziemlich frei im Antherenfache“. Pollenzellen mit Exine werden bei *H. laevigatum* und *lacerum* nur in geringer Zahl gebildet.

Eine mindestens ebenso oder noch weiter gehende Somatisierung zeigt die Pollenentwicklung von *H. pseudoillyricum*. Ein Synapsis-stadium fehlt. Die Chromosomen, die ein mehr somatisches Aussehen haben, erfahren eine Längsspaltung und die Spalthälften wandern in der Anaphase an die Spindelpole. Nach der Beendigung der Kernteilung erfolgt eine Zellteilung. Eine weitere Zellteilung folgt nicht, so daß nur zwei Pollenzellen entstehen, die eine Exine ausbilden und in denen die Teilung in einen generativen und einen vegetativen Kern stattfindet. Keimfähigkeit erscheint jedoch unwahrscheinlich.

In jüngster Zeit hat ROSENBERG (1926) den Vorgang, der zur diploiden Teilung der Pollenmutterzellen gewisser Archhieracien (*alpinum*, *pseudoillyricum*) führt, näher verfolgt und diese Beobachtungen sind geeignet, gewisse der früher an *H. lacerum* und *laevigatum* beschriebenen Vorgänge noch näher aufzuklären. Auf eine Diakinese mit ungepaarten Chromosomen folgt eine Metaphase, in der eine Längsspaltung stattfindet, ohne daß jedoch durch sie direkt eine Bildung diploider Tochterkerne zustande kommt. Vielmehr kommt es zunächst zu einem auch schon früher bei Archhieracien beobachteten Kontraktionsstadium (ROSENBERG 1917, S. 188) und zur Bildung von „Regressionskernen“. Diese haben durch den Besitz von längsgespaltenen Chromosomen das Aussehen von Interkinesen, lassen durch ihre pseudoamitotische Form, ferner dadurch, daß in den Zellen, in denen sie liegen, unvollkommene Zellwände zu sehen sind, erkennen, daß sie aus einer begonnenen, alsdann wieder rückgängig gemachten Mitose entstanden sind. Die Spindelfigur hat sich eben frühzeitig mit einer Kernmembran um-

¹⁾ Einen ähnlichen Übergang aus einer Diakinese direkt, d. h. ohne Vermittlung einer deutlichen heterotypischen Spindel in das Interkinesestadium hat LJUNGDAHL (1922) in der Pollenentwicklung des Bastardes *Papaver atlanticum* × *dubium* beobachtet.

geben. Wenn sich ein solcher Regressionskern teilt, entstehen natürlich diploide Tochterkerne. Wir sehen also, daß hier die heterotypische Teilung unterdrückt ist. Sie kommt nicht wesentlich über die Metaphase hinaus und zeigt außerdem die Besonderheit, daß schon in dieser die für die homöotypische Teilung charakteristische Längsspaltung stattfindet. Besonders wichtig erscheinen diese Befunde deshalb, weil sie uns ein Bild geben, wie die Diploidie parthenogenetischer Embryosäcke zustande kommt.

Limnocharis. Nach HALL (1902, S. 217) teilt sich zuweilen bei *L. emarginata* die „Suspensorzelle“ (gemeint ist die Zelle eb des zweizelligen Proembryos) und bildet ein „embryonic mass from which grow out as buds several young embryos“; also Embryonalsprossung wie bei *Vincetoxicum*.

Triglochin. Bei *T. palustre* von BUCHET und GATIN (1908) ver einzelt Polyembryonie beobachtet; Entstehung unbekannt.

Najas. Bei *N. major* fand GUIGNARD (1901a) mehrmals am Scheitel des Embryosackes zwei Embryonen; einer stammte jedenfalls aus der befruchteten Eizelle, der andere aus einer Synergide. Zwischen beiden Embryonen war der sekundäre Embryosackkern zu sehen. Endosperm war also nicht gebildet worden, wohl deshalb, weil nur die Eizelle und die eine Synergide befruchtet worden waren.

Sciaphila. WIRZ (1910) vermutet bei einer nicht näher bestimmten *Sc. sp.* parthenogenetische Entwicklung der Eizelle, da er keinen Pollenschlauch feststellen konnte und die Mikropyle vollkommen geschlossen war. Ähnliche Vermutung wurde auch von POULSEN (1905) für *Sc. nana* geäußert. — *Sc. japonica* ist nach OHGA und SINOTO (1924) sicher normalsexuell.

Allium. *A. odorum* gehört wegen ihrer Polyembryonie zu den am häufigsten untersuchten Pflanzen. Nach SCHÜRHOFF (1922c) entsteht ein normaler haploider Embryosack nach dem für die Gattung gewöhnlichen *Scilla*-Typus und ebenso geht die Pollenentwicklung ungestört und normal vor sich. Von diesem Autor wurde auch die Kopulation der Spermakerne mit dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern beobachtet und hervorgehoben, daß das häufige Vorkommen degenerierender Samenanlagen für die Notwendigkeit der Befruchtung spricht. Damit stehen auch die Kastrationsversuche MODILEWSKIS (1925) und ERNSTS (1918, S. 452) in Einklang, die ergaben, daß isolierte und kastrierte Blüten weder Frucht noch Samen bildeten. Ein abweichendes Ergebnis erreichte jedoch HABERLANDT (1923b): Fünf Fruchtknoten von 16 kastrierten wuchsen stark heran; „einer wurde nach 10 Tagen, die übrigen vier nach drei Wochen, als sie bereits zu vergilben begannen, fixiert und in Mikrotomschnitte zerlegt. Ihre Untersuchung ergab das überraschende Resultat, daß in zahlreichen Samenanlagen wohlentwickelte, mehr- bis vielzellige Embryonen vorhanden waren. Neben Antipoden und Integumentembryonen traten auch parthenogenetische Eiembrionen auf, die sich durch sehr ungleiche Zell- und Kerngröße auszeichneten. Sie waren aber ebenso lebensfähig wie jene. Die betreffenden Kerne waren diploid.“

Die auffälligste Erscheinung an *A. odorum* besteht darin, daß sich nach der übereinstimmenden Ansicht verschiedener Autoren Embryonen sehr verschiedener Wertigkeit in demselben Embryosack entwickeln

können. Neben dem Eiembryo können Adventiv- und apogame Embryonen auftreten und zwar letztere Synergiden und Antipoden entstammen (HEGELMAIER 1897, TRETJAKOW 1897, HABERLANDT 1922a, 1923b, MODILEWSKI 1925). Nur SCHÜRHOFF (1922 c) bezweifelt das Vorkommen von Antipoden- und Synergidenembryonen und begründet diese Ansicht mit dem Verhalten der Synergiden und Antipoden. Was die ersteren betreffe, so gehe eine Synergide bei der Befruchtung zugrunde; die andere „vergrößert sich sehr, der Zellinhalt färbt sich intensiv. Ganz besonders auffällig ist jedoch der Kern, der oft wesentlich größer wird als zuerst die ganze Synergide war. Im Kern treten dann starke Chromatinballungen auf, so daß es fast den Anschein hat, als würde sich der Kern zu einer Teilung vorbereiten. Dieses Verhalten deutet an, daß die Zelle eine lebhafte ernährungsphysiologische Rolle spielt, die nur darin zu sehen ist, daß sie dem anliegenden Eiembryo Nahrungsstoffe zuführt. Im Einklang hiermit steht die Tatsache, daß die Entwicklung des Endosperms zuerst einsetzt, nachdem der Embryo bereits eine Anzahl Zellteilungen ausgeführt hat. Die zweite Synergide übernimmt also vorübergehend die Funktionen des Endosperms“. Eine ähnliche Vergrößerung wie diese Synergide sollen auch die Antipoden erfahren, dann gehe die Färbbarkeit des Kernes derselben zurück und der Nukleolus werde unregelmäßig. Demgemäß betrachtet SCHÜRHOFF die Synergiden- und Antipodenembryonen der Autoren als Adventivembryonen. Die Keime der Chalazagegend sollen Zellreihen entstammen, die dem Nuzellusrest angehören und in einem Falle sah SCHÜRHOFF neben einem Adventivembryo die Reste von drei Antipodenzellen. Synergidenembryonen seien, abgesehen von der besprochenen Entwicklung der Synergiden, deshalb unwahrscheinlich, weil Synergidenbefruchtung nicht nachgewiesen sei, und als Sprossungen aus dem Innenintegument zu deuten. Gegenüber SCHÜRHOFF stellte jedoch HABERLANDT (1922a, 1923b) das Vorkommen von Antipoden- und Synergidenembryonen fest, aber auffallenderweise fand er in den Antipodenembryonen die diploide Chromosomenzahl. Zur Erklärung der letzteren nimmt er generative Apogamie mit Regeneration der diploiden Chromosomenzahl an. „Diese letztere dürfte auf Kernverschmelzung zurückzuführen sein, die ja in den Antipoden nicht selten stattfindet.“ Die Synergidenembryonen betrachtet er als durch Befruchtung entstanden. „Da in einem Falle neben der zweiten, stark vergrößerten, abgestorbenen Synergide auch die unbefruchtet gebliebene Eizelle sichtbar war, so spricht dies dafür, daß die Synergide, die sich zum Embryo entwickelte, befruchtet wurde.“ Entscheidend für das Vorkommen von Synergidenembryonen ist aber die Beobachtung HABERLANDTS (1922 a; vgl. auch S. 467, Abb. 59, Fig. 11), daß an der basalen Zelle eines Embryos ein deutlicher Fadenapparat zu sehen war. Die Hauptschwierigkeit, die sich gegen die Annahme von Antipodenembryonen erhebt, ist jedoch sicherlich die Diploidie derselben. Diploide Embryosäcke sind nicht nachgewiesen, ebensowenig Antipodenbefruchtung und die Annahme der regenerativen Entstehung der Diploidie ist eine sehr kühne Hypothese, die HABERLANDT (1923b) auch heranzieht, um die Entstehung der Embryonen in den früher erwähnten kastrierten Fruchtknoten zu erklären.

Das Vorkommen von Synergiden- und Antipodenembryonen wurde in jüngster Zeit von MODILEWSKI (1925) bestätigt. Dieser beobachtete,

daß gleichzeitig mit der Entwicklung des Eiembryos sich ein zweiter aus der lebensfähigen Antipode entwickelt und „diese zwei Embryonen sind stets in jüngeren Embryosäcken zu beobachten“. „Kein Zweifel besteht darin, daß der Embryo, der im unteren Teile des Embryosackes sich entwickelt, stets nur aus der Antipode entsteht.“ „Sehr selten entstehen Embryonen aus den übrigen Antipoden und noch seltener aus den Synergiden.“ In den Antipodenembryonen fand jedoch MODILEWSKI die haploide Chromosomenzahl und nach einiger Zeit verschwanden sie. Demgegenüber lehnt HABERLANDT in seiner neuerlichen Veröffentlichung (1925), die Vermutung, daß seine Angaben über das Vorkommen von diploiden Antipoden auf einer falschen Zählung beruhen, ab und hält auch an seiner früher angegebenen Regenerationshypothese fest. Seine neuerdings vorgenommenen Kastrationsversuche lieferten wieder zum Teil positives Ergebnis. Die Untersuchung dieser Fälle führte zu einem neuen besonders bemerkenswerten Ergebnis. Neben Antipoden- und Adventivembryonen waren nämlich auch parthenogenetische Eiembryonen vorhanden; letztere waren, „wie sich aus der Zählung eines Eiembryos“ ergab, diploid¹⁾.

Während die Berichte über das Vorkommen von Apogamie doch in mancher Hinsicht noch einer endgültigen Aufklärung bedürfen, erscheint die Bildung der Adventivembryonen völlig klargestellt. In diesem Zusammenhang ist hervorzuheben, daß bei *A. odorum* der Nuzellus schon früh von dem heranwachsenden Embryosack verdrängt wird. Auch vom inneren Integument fallen schon vor der Ausbildung des Eiapparates die inneren Zellagen der Auflösung anheim. Nur der von der Mikropyle durchgezogene Scheitelteil des inneren Integumentes bleibt erhalten. Für die Bildung der Adventivembryonen ist nun in erster Linie das Innenintegument verantwortlich. Diese treten nach HABERLANDT (1922a) am häufigsten an der Innenfläche des inneren Integumentes auf, doch findet man auch in den tieferen Lagen und in der äußersten Schichte desselben Zellenansätze zur Embryobildung. „Auch das äußere Integument scheint eine gewisse Neigung zu besitzen, Embryonalwucherungen zu bilden.“ Die Anregung zur Bildung der Adventivembryonen erblickt HABERLANDT in den Nekrohormonen, die infolge des aufgelösten Nuzellus und eines Teiles des Integumentes reichlich vorhanden sein müssen.

Das Endosperm wird nuklear angelegt. Nach MODILEWSKI (1925) verläuft die Endospermverschmelzung (doppelte Befruchtung!) etwas verzögert. Nicht selten bilden die Embryonen bereits mehrzellige Körper, während die Polkerne noch getrennt liegen. Später sehr rasche Endospermbildung.

Polyembryonie scheint in der Gattung *Allium* sonst nicht vorzukommen. Die Untersuchungen ELMORES (1898) an *A. tricoccum*, *cernuum* und *canadense* konnten keine Polyembryonie und im besonderen auch keine Antipodialembryonen feststellen.

Erythronium. Eine auf Embryonalsprossung beruhende Polyembryonie wurde von JEFFREY (1895) bei *E. americanum* festgestellt. Aus der Eizelle geht ein massiger Zellkörper hervor, aus welchem mehrere

¹⁾ In einem Falle beobachtete HABERLANDT (1922a, S. 398) eine andere Art von Apogamie. Ein Embryosack enthielt einen normalen Eiapparat, zwei Polkerne und zwei eiförmige Embryoinitialen, Antipoden fehlten. Die Embryoinitialen waren Derivate des primären chalazalen Kernes des Embryosackes.

Keimanlagen hervorsprossen. Bei *E. albidum* tritt nach SCHAFFNER (1901) wohl ein ähnlicher Vorkeimträger auf, aus ihm wächst aber nur ein einziger Embryo heraus. ERNST (1901, S. 55) vermutet, daß bei *E. dens canis* ähnliches Verhalten vorkommt wie bei *E. americanum* und stützt sich dabei auf einige Angaben bei HOFMEISTER (1861).

Nothoscordum. Bei *N. fragrans* stellt STRASBURGER (1877, 1878) Polyembryonie fest, die dadurch zustande kommt, daß durch Teilung einzelner in der Nähe des Eiapparates gelegener Epidermiszellen des Nuzellus ein ringförmiger Gewebepolster entsteht. Aus diesem sprossen Adventivembryonen hervor, die sich nur dann weiterentwickeln können, wenn Befruchtung stattgefunden hat. Dies schloß STRASBURGER aus Kastrationsversuchen. Im Gegensatz dazu fand BALLY (1916), daß bei genügend großer Zahl kastrierter Blüten etwa deren Hälfte zur Weiterentwicklung und Samenbildung zu bringen ist. Die zytologische Untersuchung zeigte, daß auch in unbestäubten Samenanlagen ziemlich weit vorgeschrittene Nuzellarwucherungen waren. In den Samen waren entweder nur Adventivembryonen oder außerdem ein Eiembryo enthalten. Echtes Endosperm kann sich nach BALLY nur nach Vereinigung der Polkerne mit einem Spermakern bilden. Es fehlte in den meisten Fällen, und an seiner Stelle wucherte das Nuzellusgewebe in das Innere des Embryosackes. Vgl. auch BRAUN (1860, S. 145).

Funkia. Häufig Polyembryonie (BRAUN 1860, S. 146, HOFMEISTER 1849) bei *F. ovata*, nach den Untersuchungen STRASBURGERS (1878) durch Adventivsprossungen aus dem Nuzellus bedingt. Die Adventivembryonen bilden sich nur in befruchteten Embryosäcken aus. Die Eizelle kann sich weiter entwickeln und wahrscheinlich einen vollkommenen Embryo bilden. Nach ERNSTS (1918, S. 447) Versuchen bleibt ohne Bestäubung nicht nur die Adventivembryonie, sondern auch die Frucht- und Samenbildung vollkommen aus.

Lilium. E. OVERTON (1891) sah bei *L. martagon* bisweilen in einem Embryosack zwei Embryonen, von denen der eine wahrscheinlich durch die Befruchtung einer Synergide entstanden war.

Tulipa. Bei *T. Gesneriana* bisweilen Anlage mehrerer Embryonen, die aus einem undifferenzierten Vorkeimträger, der aus der Eizelle entstanden ist, hervorgehen (ERNST 1901).

Smilacina. Bei *S. racemosa* werden nach MC ALLISTER (1913) in der Mikropylargegend bestimmte, große und inhaltsreiche Zellen der inneren Schichten des Nuzellus zu Embryoinitialen. Diese, 1—5 an der Zahl, werden durch das Zugrundegehen der benachbarten Zellen frei. Sie können in Teilung treten und liefern später Adventivembryonen. Da kastrierte Blüten vertrocknen, dürfte Bestäubung für die Bildung der Nuzellarembryonen notwendig sein. Ob ein Eiembryo entsteht, ist unsicher.

Dasyllirion. WENT und BLAAUW (1906) sahen in einem sicher unbefruchteten weiblichen Blütenstand von *D. acrostichum* die Bildung von Endosperm, mit dem zusammen niemals ein Embryo angetroffen wurde. In drei Samenanlagen, die kein Endosperm enthielten, trat an der Spitze des Embryosackes ein Zellkörper (ob Embryo?) auf, der bald der Desorganisation anheimfiel.

Asparagus. Bei *A. officinalis* von METTENIUS (zitiert von BRAUN 1860) einmal zwei Keimpflänzchen im Samen beobachtet.

Spathiphyllum. Bei *S. Patinii* stellten SCHÜRHOFF und JÜSSEN (1925) habituelle Polyembryonie fest. Aus der — nach der Anwesenheit eines Pollenschlauches zu schließen — befruchteten Eizelle entsteht ein Embryo, der den aus der Nuzelluskappe entstandenen Adventivembryonen (bis fünf wurden gesehen) in der Entwicklung voraussieht. Samenanlagen mit einem Embryo wurden überhaupt nicht gefunden.

Eichhornia. SCHÜRHOFF (1922 a) vermutet, daß *E. crassipes* „ovoapogam“ sei, und stützt seine Vermutung einerseits auf die Angaben von W. R. SMITH (1898), „daß die Chromosomen in keinem Stadium der Kernteilung der Embryosackmutterzelle eine V-förmige Figur zeigten“, andererseits der Pollen Degenerationserscheinungen zeigt.

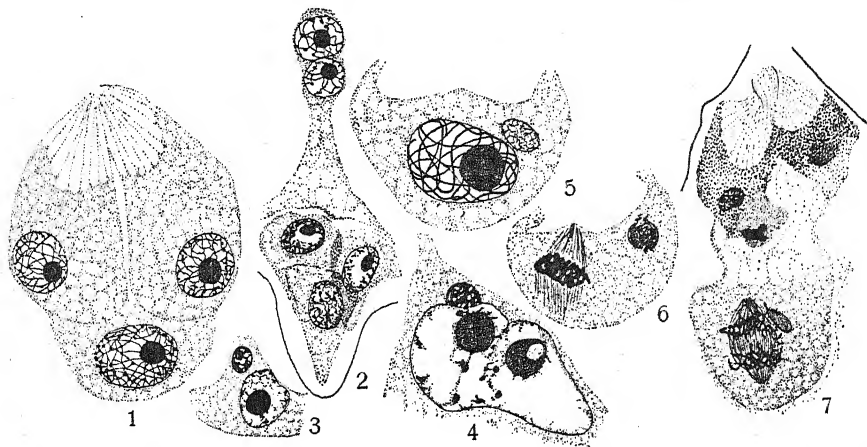


Abb. 66. *Atamosco texana*. Fig. 1. Eiapparat eines reifen Embryosacks. — Fig. 2. Unterer Teil eines solchen. — Fig. 3. Spermakern in der Nähe eines Eikernes. — Fig. 4. Spermakern und Polkerne verschmelzend. — Fig. 5. Eikern im Spirem; in der Nähe ein Spermakern. — Fig. 6. Eikern in Teilung; in der Nähe ein degenerierender Spermakern. — Fig. 7. Mikropylares Ende eines Embryosacks; oben die degenerierenden Synergiden; Kern der Eizelle in der Anaphase des ersten Teilungsschrittes und daneben ein Spermakern. — Vergr.: Fig. 1, 3–6 700 fach, Fig. 2 280 fach, Fig. 7 430 fach.

Calostema. Entstehung von Embryonen aus dem oberen Teile des Nuzellusgewebes beobachtet von SCHLIMBACH (1924) bei *C. purpureum* und von derselben Autorin vermutet für das von BAILLON (1873) untersuchte *C. Cunninghamii*.

Atamosco. Nach PACE (1913) entsteht *A. texana* (*Zephyranthes texana*) aus der Embryosackmutterzelle sehr rasch ein in der Regel normal aussehender Embryosack, der die somatische Chromosomenzahl aufweist. Die Entwicklung des Embryosacks konnte nicht genau verfolgt werden, doch läßt der Umstand, daß das zweikernige Stadium desselben nie von Degeneraten der Schwesterzellen begleitet angetroffen wurde, vermuten, daß die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack wird (*Antennaria*-Typus). Die in jeder Hinsicht normalen Pollenkörner enthalten einen vegetativen und einen generativen Kern und erzeugen Pollenschläuche, die wie bei normalsexuellen Arten zum Eiapparat vordringen und die beiden Spermakerne entlassen. Der eine derselben (Abb. 66) kann mit den sich vereinigenden Polkernen verschmelzen,

während der andere wohl in die Eizelle eindringt, aber nicht mit deren Kern verschmilzt. Vielmehr konnte die Autorin in zahlreichen Fällen feststellen, daß der Eikern Teilungsstadien von der Prophase bis zur Anaphase zeigte, dagegen der eingedrungene Spermakern jedoch völlig inaktiv oder in Degeneration begriffen war. Wenn wir berücksichtigen, daß die Autorin in etwa 600 Embryosäcken einen Spermakern in der Eizelle und davon in etwa 30 Fällen Teilungsstadien des Eikerns neben dem unbeteiligten Spermakern gesehen hat, erscheint es wahrscheinlich, daß durch die Ankunft des Spermakernes irgendwie die Weiterentwicklung der diploiden Eizelle ausgelöst wird, daß also induzierte somatische Parthenogenese vorliegt. Der exakte Nachweis aber, daß in unbestäubten Blüten kein Embryo entsteht, steht aus. Das nukleär sich bildende Endosperm entsteht im allgemeinen aus einer Dreifachverschmelzung, doch ist es immerhin möglich, daß es manchmal nur aus der Vereinigung der Polkerne hervorgeht. Die Teilungen der Endospermkerne verlaufen nicht immer genau simultan.

Außer normalen Embryosäcken kommen bei *A. texana* auch abnorme vor, so solche, die die Antipoden am mikropylaren Ende und den Eiapparat an der Seite enthielten, ferner solche mit vergrößerter Kernzahl, z. B. 15- oder vielleicht 16-kernige und solche mit mehr als dreizelligen Eiapparaten u. dergl. U. a. kamen auch zwei oder mehr Eizellen im Embryosack vor, die entwicklungsfähig sein dürften; denn es wurden auch zwei Embryonen nebeneinander beobachtet.

Hymenocallis. BRAUN (1860, S. 146) fand bei *H. Mexicana* meist mehrere, am häufigsten drei Keimlinge in einem Samen. Ebenso beobachtete er bei *H. repanda* zwei Embryonen und vermutet, daß die meisten Arten dieser Gattung und vielleicht noch andere Amaryllidaceae mit fleischigen Samen Polyembryonie aufweisen. GOEBEL (1889, S. 11), der bei *Criminum asiaticum* gelegentlich zwei Embryosäcke in einer Samenanlage fand, vermutet darin die Ursache der Polyembryonie. HOFMEISTER (1861) beobachtete Polyembryonie bei *H. caribaea* und *ovata*.

Amaryllis. Bei *A. formosissima* fand STAUFFACHER (1911), daß Blüten, an denen der Griffel frühzeitig entfernt worden war oder die Narbe bei mikroskopischer Untersuchung keine Spur von Pollen erkennen ließ, reichlich Samen trugen. Vgl. auch die Angabe von HUDSON (Gardeners Chronicle 47, 1910. S. 189) über die Ergebnisse des Bestäubungsversuches an einer *Amaryllis* mit *Vallota purpurea*; die gewonnenen Samen erzeugten Keimlinge, die ganz *Amaryllis*- und nichts von *Vallota*-Charakter aufwiesen.

Tillandsia. Bei *T. juncea* beobachtete SUESSENGUTH (1919, S. 31) Polyembryonie: „ein großer Embryo neben 4—7 kleineren“. Nähere Angaben liegen nicht vor.

Thismia. *Th. javanica* nach BERNARD und ERNST (1910) wahrscheinlich parthenogenetisch, da bei der Untersuchung der Samenanlagen in den verschiedensten Stadien niemals Befruchtungsvorgänge gesehen wurden, auch wenn künstliche Bestäubung vorgenommen worden war; Pollen unfähig zu keimen. Der Embryosack entsteht nach dem *Alchemilla*-Typus. Im allgemeinen übereinstimmende Befunde wurden auch von K. MEYER (1909, 1925 b) an dieser Art¹⁾ erzielt.

¹⁾ K. MEYER nannte die von ihm untersuchte Pflanze *T. clandestina*; der richtig-gestellte Name ist aber nach ERNST und BERNARD (1911) *T. javanica*.

Burmannia. Bei *B. coelestis* entsteht der Embryosack nach ERNST (1909) und ERNST und BERNARD (1912b) nach dem *Antennaria*-Typus. Seltener entsteht zwischen den beim ersten Teilungsschritt gebildeten Kernen eine Zellplatte, welche erhalten bleibt und eine Embryosackentwicklung nach dem *Taraxacum*-Typus herbeiführt. In diesem Falle wird meist die chalazale, seltener die andere Dyade zum Embryosack. Die Reduktion unterbleibt, es tritt auch kein Synapsisstadium in der Embryosackmutterzelle auf. Im Eiapparat haben gewöhnlich alle drei Zellen das Aussehen von Synergiden; jedoch fehlt auch manchmal in einer der drei Zellen die für die Synergide charakteristische Vakuole vollkommen oder ist kleiner. Die Polkerne verschmelzen in der Nähe der Antipoden; manchmal überzählige Polkerne wie bei parthenogenetischen Alchemillen. Die helobial verlaufende Endospermibildung erfolgt früher als die Embryobildung, die von einer, zwei oder drei Zellen des Eiapparates gleichzeitig ausgeht. Diese machen auffallende Veränderungen in Gestalt, Größe und Inhalt vor ihrer Teilung durch; sie werden kleiner, plasmareicher und vakuolenfrei und scheiden an ihrer Oberfläche eine Zellulosehaut aus. Da Reduktion bei der Bildung des Embryosackes und später die Befruchtung unterbleibt, müssen wir der Pflanze im wesentlichen somatische Parthenogenese und auch Apogamie zuschreiben, letztere insofern, als sich häufig zwei, ausnahmsweise auch drei Embryonen entwickeln. Aus vereinzelt vorkommenden heterotypischen Prophasestadien schöpft übrigens ERNST die Vermutung, daß die Pflanze vielleicht so wie *Thalictrum purpurascens* zu den partiell parthenogenetischen oder apogamen gehört. — Über abnorme Embryoentwicklung vgl. S. 425.

Über den Pollen berichten ERNST und BERNARD (1912b), daß er in vieler Hinsicht abnorm und keimungsunfähig ist. Im männlichen Archespor entwickelt sich nur ein Teil des sporogenen Gewebes zu Pollenmutterzellen, die Tetraden bilden.

Eriocaulon. Bei *E. septangulare* fand R. W. SMITH (1910) gelegentlich Polyembryonie. Er bildet drei Embryonen von verschiedener Größe ab, die am mikropylaren Ende des Embryosackes auftreten.

Carex. *C. maxima* hat nach MIRBEL (zitiert von A. BRAUN 1860) öfters zwei Keimlinge im Samen.

Oryza. Bei *O. sativa* Vorkommen von Polyembryonie (KOMURO 1922; nähere Angaben können der japanisch geschriebenen Arbeit nicht entnommen werden).

Zea. BRAUN (1860, S. 145) führt an, daß AUBERT DU PETIT-THOUARS ein Maiskorn mit zwei Keimen gefunden hat¹⁾.

Nardus. *N. stricta* nach COULON (1923) parthenogenetisch. Der Autor stützt sich bei dieser Vermutung auf das Verhalten des Pollens, der sich in zahlreichen Versuchen immer als steril erwies, auch dann, wenn die Antheren normal ausgebildet sind und reichlich Pollen enthalten, und darauf, daß er niemals Pollenschläuche sah. Der Embryo entsteht immer aus der Eizelle und entwickelt sich nur nach Einleitung der Endospermibildung. Der Reduktionsvorgang in der Embryosack-

¹⁾ Die Arbeit von G. N. COLLINS (1909) behandelt nicht, wie ihr Titel vermuten läßt, einen Fall von Apogamie bei der Maispflanze, sondern von Sproßbildung in der männlichen Rispe nach Art der „viviparen“ Gräser.

mutterzelle wurde nicht studiert, ebenso liegen keine Experimente zum Nachweis der Apomixis vor.

Poa. Bei *Poa pratensis* beobachtete NISHIMURA (1922a, b) in etwas vergrößerten Fruchtknoten, die eine Gallenbildung durch ein Insekt zeigten, Polyembryonie, die auf Embryonalsprossung und auf Adventivbildung beruhte. Erstere trat auf dem massiven Suspensor auf, auf dem sich zwei oder drei Keime entwickeln können. Letztere äußerte sich oft in der Bildung zweier oder dreier Keime in der Mikropylargegend, oft wurden auch mehrere Keime in der Antipodengegend erzeugt, seltener auf den Seitenwänden des Embryosackes. In fast allen Fällen entsteht ein Embryo aus dem befruchteten Ei, der aber meist durch die anderen Embryonen verdrängt wird. In manchen Fällen scheint die Eizelle nicht funktionsfähig zu sein.

Die Polyembryonie ist in diesem Falle eine Teilerscheinung der durch den Wundreiz bewirkten Veränderungen. Frühere Stadien zeigten als Folge des Wundreizes abnormale Ausbildung des weiblichen Gametophyten. Im Gegensatz zu NISHIMURA stellte A. M. ANDERSEN (1927) bei *Poa pratensis* und *compressa* eine unechte Polyembryonie fest, die dadurch bedingt sei, daß zwei oder mehrere Embryosäcke in demselben Nuzellus gebildet werden. In reifen Samen wurden zwei völlig entwickelte Keimlinge gesehen oder nur einer derselben war gut ausgebildet.

Triticum. EICHINGER (1910) fand ganz vereinzelt bei Weizen zwei Keimlinge in einem Kern. „Jedenfalls handelt es sich um echte Polyembryonie, also um Ausbildung zweier Embryonen in einem Keimsack, da eine Verwachsung zweier Samenanlagen oder die Ausbildung zweier Embryosäcke (also auch zweier Endosperme) auch äußerlich schon im Weizenkorn sichtbar gewesen wäre.“

GAINES und AASE (1926) erhielten aus einem Bestäubungsversuch von *Triticum compactum humboldtii* mit Pollen von *Aegilops cylindrica* eine Pflanze, welche mit dem weiblichen Elter übereinstimmte und fast völlig steril war. Diese enthielt nur die haploide Chromosomenzahl im Vergleich zur Mutter in ihren somatischen Zellen (in bezug auf die Grundzahl in der Gattung *Triticum* ist sie jedoch triploid). Sie ist vermutlich durch generative Parthenogenesis entstanden. Die zytologische Untersuchung der Sporenbildung der Pflanze ergab Fehlen einer Synapsis, ungepaarte Chromosomen in der heterotypischen Prophase, Verteilung derselben „nach Zufall“ an die Pole in der Metaphase und das Auftreten versprengter Chromosomen; ferner ungleiche Pollenkörner, auch „Riesenpollen“ usw. Auch die somatischen Teilungen in Fruchtknoten und Antheren verliefen unregelmäßig.

Musa. Bei *M. Ensete* vereinzelt Polyembryonie beobachtet (GATIN 1905b).

Cypripedium. Bei *C. Calceolus* vereinzelt Samen mit zwei Keimen (STRASBURGER 1878).

Spiranthes. Neben normal-sexuellem Material fand LEAVITT (1900, 1901) lokal auftretende Polyembryonie, die unabhängig von der Bestäubung auftritt. Die Zahl der Adventivembryonen betrug 1—5 oder 6; wenn mehrere auftreten, sind sicher einige kleiner als die andern. Das embryobildende Gewebe ist fähig, so üppig zu wachsen, daß es oft den Samen durchbricht, und oft treten außerhalb der Mikropyle embryoartige Massen auf.

Goodyera. Bei *G. tessulata* und *pubescens* nach LEAVITT (1901) in seltenen Fällen vermutlich echte Polyembryonie. Beim Bastard war die Zahl der Samen, die zwei Embryonen enthielten, größer als bei den Eltern.

Orchis. Bei *O. latifolia* nicht selten zwei Keimlinge im Samen nach A. BRAUN (1860), der auch die Beobachtungen von KLOTZSCH bestätigt, daß ein derartiges Verhalten bei *Orchis*-Arten nicht selten sei.

Gymnadenia. STRASBURGER (1878) findet bei *G. conopsea* bisweilen zwei Keimlinge in einem Samen, jedoch nie mehr als zwei, deren gleiches Verhalten er, gestützt auf Beobachtungen an *Sinningia* auf eine Verdoppelung der Eizelle zurückführt. Auch falsche Polyembryonie durch die Ausbildung zweier Nuzelli in derselben Samenanlage konnte er bei dieser Art beobachten.

Aplectrum. Bei *A. hiemale* nach LEAVITT (1901) selten zwei Embryonen, von denen jeder einen selbständigen Suspensoransatz hat.

Habenaria. Bei *H. tridentata* nach LEAVITT (1901) zwei Embryonen nicht ungewöhnlich.

Corallorhiza. Bei *C. multiflora* nach LEAVITT (1901) vereinzelt zwei dicht beisammenliegende Embryonen.

Pterygodium. DUTHIE (1915) untersuchte eine kleistogame Form von *P. Neudigatae*, die er für apomiktisch hält. Den Beweis hierfür sieht er darin, daß in den kleistogamen Blüten niemals Pollenschläuche auftreten und der Pollen degeneriert ist. Von Entwicklungsstadien des Embryosackes wurden Embryosackmutterzellen in Synapsis und Stadien mit älteren und jüngeren Embryonen gesehen. Häufig Polyembryonie; zwölf Prozent der reifen Samen waren polyembryonisch, jedoch drei Embryonen in einem Samen selten. Dem gelegentlichen, sehr seltenen Vorkommen zweier Embryosäcke in einem Ovulum kann die Polyembryonie, deren Entstehung im übrigen nicht aufgeklärt ist, nicht zugeschrieben werden.

Gastrodia. Bei *G. elata* findet nach KUSANO (1915) bei der Entwicklung des Embryosackes entweder Reduktionsteilung statt oder nicht, daher sind die Embryosäcke entweder haploid oder diploid. Obwohl diploide Eizellen oft vorkommen, wurde Parthenogenese an ihnen nicht gesehen. Dagegen wurde bisweilen der Kern einer haploiden Eizelle in Teilung gesehen, aber der Teilung des Kernes folgte keine Zellteilung und es kam zu keiner Embryobildung (Ansatz zu einer generativen Parthenogenese). Polyembryonie häufig, bei verspäteter Bestäubung eintretend: ein Embryo entsteht aus der Eizelle, der andere wahrscheinlich aus einer befruchteten Synergide. Der Zusammenhang, der mit dem Zeitpunkt der Bestäubung nach KUSANO zu bestehen scheint, ist deshalb von besonderem Interesse, weil er möglicherweise darauf hindeutet, daß die physiologische Differenzierung zwischen Eizelle und Synergiden nach einiger Zeit geringer wird.

Zygopetalum. Für *Z. Mackayi* ist die Bildung anscheinend metrokliner F_1 -Bastarde nach Bestäubung mit Pollinien von Arten anderer Gattungen der Familie bekannt (vgl. WINKLER 1908, S. 331 und die dort angegebene Literatur). SUESSENGUTH (1923) wies nun nach, daß bei dieser Pflanze apomiktische Embryonen entstehen und zwar nur nach Bestäubung, die bei seinem Untersuchungsmaterial mit *Odontoglossum crispum* vorgenommen wurde. Die Pollenschläuche dieser Pflanze

wachsen in Fruchtknoten von *Zygopetalum Mackayi* hinab, dringen aber nie in die Samenanlagen ein, auch wurden niemals Kerne im Embryosack wahrgenommen, die aus dem Pollenschlauche stammen. Trotzdem entstehen im Embryosack¹⁾, der wahrscheinlich haploid ist, ein, zwei oder auch drei Embryonen. Die Polyembryonie erklärt sich nun zum Teil durch Adventivsprossung aus dem basalen Nuzellusrest oder dem inneren Integument, zum Teil durch Entwicklung aus den Synergiden, die sich ebenso wie die Eizelle ohne Befruchtung entwickeln müssen. Danach liegt also bei dieser Pflanze durch das Eindringen des Pollenschlauches in den Fruchtknoten induzierte Parthenogenese, Apogamie und Adventivembryonie vor. Aufklärungsbedürftig ist in diesem Falle noch die Natur der Parthenogenese und Apogamie. Trotz der numerischen Reduktion der Chromosomen bei der Entwicklung des Embryosackes entstehen lebensfähige Embryonen. Der Autor vermutet, daß nur eine scheinbare Reduktion stattfindet (siehe S. 458).

Phoenix. Vereinzelt Polyembryonie bei *P. canariensis* (GATIN 1905a).

Pinanga. Vereinzelt Polyembryonie bei *P. patula* (GATIN 1905a).

10. Entstehung der Apomixis

Die Frage, ob solche Erscheinungen wie Parthenogenese, Apogamie, Adventivembryonie unter dem Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit verstanden werden können, soll hier nur kurz gestreift werden. Selbstverständlich ist ein solches ökologisches Verständnis keine Erklärung. Diese ökologische Betrachtungsweise wird natürlich von denjenigen Autoren in Anspruch genommen, welche der Ansicht sind, daß sich Parthenogenese und Apogamie in solchen Fällen eingestellt habe, wo aus irgend einem Grunde — etwa weitgehender Pollensterilität oder Seltenheit männlicher Exemplare — die normalsexuelle Fortpflanzung erschwert war. Von diesem Standpunkte aus ist gewissermaßen Apomixis ein letztes verzweifelteres Mittel zur Erhaltung der Art. „Apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein, doch dürfte sie Rettung wohl nur für eine phylogenetisch begrenzte Zeitdauer bringen, da die apogame Art aller Vorteile verlustig geht, welche die geschlechtliche Fortpflanzung mit sich bringt“ (STRASBURGER 1904, S. 152). In ähnlicher Weise sieht KIRCHNER (1904) in der Parthenogenese eine Einrichtung, „welche in einer anderen Weise, als die viel weiter verbreitete spontane Selbstbestäubung tut, dazu dient, die Ausbildung von keimfähigen Samen in solchen Fällen sicherzustellen, wo aus irgend einem Grunde der Eintritt der Befruchtung ungewiß oder schwierig geworden ist“. Diese Ansicht hat natürlich zur Voraussetzung, daß sexuelle Fortpflanzung für die höheren Organismen unentbehrlich und dauernde Apomixis zum Aussterben führt, was aber durchaus nicht bewiesen, im Gegenteil unwahrscheinlich geworden ist (vgl. WINKLER 1920, S. 133—139).

Die Sicherung der Fortpflanzung, im Falle die sexuelle Fortpflanzung unmöglich ist, ist jedoch nicht der einzige Gesichtspunkt, welcher die

¹⁾ Angaben, wie sich der Embryosack bei Bestäubung mit arteigenem Pollen verhält, liegen nicht vor.

Apomixis ökologisch verständlich macht. Sicherung des Fortbestandes der Art wird auch durch die so häufige vegetative Fortpflanzung erzielt. Aber „im Vergleiche zu der Propagation durch Ausläufer, Adventivsprosse usw. bieten die Parthenogenesis und die Apogamie den Vorteil, daß die apomiktische Pflanze nicht auf die Ausnutzung der Verbreitungseinrichtungen zu verzichten braucht, die gerade die Samen und Früchte zu den Hauptverbreitungseinrichtungen stempeln“ (WINKLER 1913, S. 276).

Schon im Worte Apomixis ist ausgedrückt, daß die Erscheinung, die es bedeutet, kein primitives Verhalten ist. Unter den Angiospermen besteht kein Zweifel, daß der mit Meiosis und Befruchtung Hand in Hand gehende Generationswechsel das ursprüngliche, der Mangel der Sexualität das abgeleitete Verhalten ist. Dafür spricht der Umstand, daß Apomixis kein Merkmal von systematischer Bedeutung ist, das beweist die Tatsache, daß die Erscheinung der Apomixis sich unter den äußeren Formen der Mixis, unter Beibehaltung des morphologischen Rahmens der Sexualität vollzieht. Die Ausbildung eines diploiden Gametophyten, das Festhalten an der Ausgestaltung eines Embryosackes, das so weit geht, daß wir meist gar nicht sagen können, ob ein Embryosack miktisch oder apomiktisch ist, wenn wir nicht seine Entwicklung kennen, ist nur verständlich, wenn die Apomixis als ein abgeleiteter Zustand betrachtet wird.

Wir können die verschiedenen Formen der Apomixis in eine Reihe ordnen, je nach dem Grade, in dem sie von dem normalsexuellen Verhalten verschieden sind. Wenn wir z. B. die parthenogenetischen Pflanzen heranziehen, stehen unter ihnen diejenigen dem sexuellen Verhalten am nächsten, welche in der Entwicklung des Embryosackes nicht nur die Tetradenbildung beibehalten haben, sondern wo auch der Kern der Embryosackmutterzelle noch den „Versuch“ einer Reduktionsteilung macht und erst nach dem „Mißlingen“ von ihr absteht und zu einer äquationellen Kernteilung übergeht. Die nächsten Stufen des Verlustes der sexuellen Fortpflanzung bilden diejenigen parthenogenetischen Pflanzen, bei welchen die Tetradenbildung auf einen einzigen Teilungsschritt herabgesetzt (*Taraxacum*-Typus) oder völlig unterdrückt ist (*Antennaria*-Typus). Ein Vergleich des Vorkommens dieser Entwicklungstypen mit der Verbreitung der entsprechenden sexuellen Typen (*Scilla*- und *Lilium*-Typus) zeigt uns, daß die apomiktischen Typen nicht das geringste mit den entsprechenden sexuellen zu tun haben. Die nächste Stufe, die sich noch weiter von dem normalsexuellen Verhalten entfernt, ist das allerdings sehr seltene Abweichen von der typischen Anordnung der Bestandteile des Embryosackes, wie wir es bei *Elatostema acuminatum* kennen gelernt haben. Eine Vorstufe zu diesem Verhalten ist aber etwas häufiger zu finden, nämlich eine weniger streng durchgeführte Differenzierung zwischen den Bestandteilen des Embryosackes. Letztere Erscheinung drückt sich vielfach darin aus, daß jede Zelle des Eiapparates oder auch der Antipoden zum Ausgang für die Keimentwicklung werden kann. Und damit ist eine Brücke zur Apogamie geschlagen.

Bei den bisher genannten Formen der Apomixis geht die Entwicklung noch immer durch eine Zelle hindurch, welche der Embryosackmutterzelle der normalsexuellen Pflanzen homolog ist. Diese Zelle beginnt vielfach noch, wie erwähnt wurde, in die heterotypische Teilung einzutreten, ohne sie durchzuführen oder, wie wir im folgenden noch sehen

werden, ohne sie durchführen zu können. Es gibt aber dann auch apomiktische Pflanzen, bei denen selbst keine Prophasen der heterotypischen Teilung zu finden sind, wo also die „Somatisierung“ noch weiter vorgeschritten ist. In der Fortsetzung dieser Entwicklungsrichtung liegt die höchste Stufe der Somatisierung, die völlige Ausschaltung der Makrosporenmutterzelle, die Aposporie¹⁾.

Alle diese Arten der Fortpflanzung haben das Gemeinsame, daß sie von der Amphimixis herkommen und nur einen mehr oder weniger weitgehenden Verlust der Sexualität darstellen. Hier kommt aber noch eine andere Fortpflanzungsart in Frage, die nicht von der Amphimixis abzuleiten ist, sondern von der Amixis herkommt, dem ungeschlechtlichen Fortpflanzungsvermögen, das im Pflanzenreich so auffallend weit verbreitet ist, das auch neben der Sexualität auftritt und von ihr unabhängig ist. Tiefer begründete physiologische Ursachen, in welche erst in letzter Zeit die Untersuchungen HABERLANDTS hineingeleuchtet haben, mögen es sein, daß sich dieses der Pflanze innewohnende vegetative Fortpflanzungsvermögen auch unter Umständen innerhalb des weiblichen Gametophyten in der Form der Adventivembryonie und vielleicht auch in der Form der Embryonalsprossung auswirken kann. Vgl. auch die Darstellung der verschiedenen Arten der Apomixis und der zwischen ihnen bestehenden Beziehungen bei CHIARUGI (1926b, S. 543).

Die Tatsache, daß wir innerhalb der Angiospermen zerstreut die apomiktische Fortpflanzung antreffen, die in höherem oder geringerem Maße die Formen der normalsexuellen aufweist, verlangt nach einer Erklärung, die den Verlust der Sexualität verständlich macht. Von den diesbezüglichen Erklärungsversuchen möge zunächst die von MÖBIUS (1898—01) geäußerte Ansicht erwähnt werden, daß saprophytische oder parasitische Lebensweise der Pflanzen mit dem Verlust der Sexualität in Beziehung stehe, weil „die saprophytische oder parasitische Lebensweise dem eigentlichen Wesen der Pflanze widerspricht“. Diese Ansicht stützt sich einerseits auf eine vorgefaßte Meinung über eine der Pflanzenart entsprechende Lebensweise, andererseits auf den Stand der Kenntnisse um die Wende des Jahrhunderts. Ihr wurde schon von GOEBEL (1900) widersprochen, sie fand in den Untersuchungen BERNARDS (1903) über die Fortpflanzung einiger Parasiten nicht die geringste Stütze und erscheint bei den heute vorliegenden Befunden keiner Erörterung zu bedürfen.

Wenn wir uns nun den Erklärungsversuchen zuwenden, die sich auf die Forschungsergebnisse der letzten Jahrzehnte stützen, gehen wir am besten von den Erörterungen STRASBURGERS aus, der zuerst in seiner Arbeit über die Alchemillen (1905b) die Frage nach der kausalen Erklärung der Parthenogenesis erörterte. „Die Annahme liegt nahe, daß übermäßige Mutation die Schwächung der geschlechtlichen Potenz der Eualchemillen veranlaßte und durch den Ausfall der Befruchtung die Anregung zur apogamen Fortpflanzung gab.“

Damit hat STRASBURGER zunächst der Schwächung der Sexualität, die sich seiner Ansicht nach vor allem in der Pollensterilität äußert, eine bedeutende Rolle zugeschrieben, die auch von anderen, z. B. von J. B. OVERTON (1904, S. 279) und TISCHLER (1907, S. 383) anerkannt

¹⁾ Eine andere Auffassung der Aposporie bei ROSENBERG (1908, 1909c).

worden ist. Aber diese Erscheinung ist nach STRASBURGER nicht die primäre Ursache, sondern selbst wieder die Folge der Mutation. Den Zusammenhang zwischen dieser und der Störung der Sexualität denkt sich STRASBURGER übrigens nicht so, daß die Mutation an und für sich die letztere bedinge, sondern vielmehr die Kreuzung zwischen den Mutanten die Sterilität hervorrufe. Er fügt damit eigentlich ein neues Glied zwischen die beiden ersten Glieder seiner Kausalreihe: Mutation — geschwächte sexuelle Potenz — Apogamie, ein. Diese Einschaltung der Kreuzung bezeichnet übrigens TISCHLER (1908, S. 139) als unnütz, da es vorkomme, daß „sofort mit der Mutation auch die Unfruchtbarkeit sich eingestellt hat. Das Idioplasma wird gleich so stark durcheinandergerrüttelt, daß die Anlage der am meisten empfindlichen Sexualorgane besonders alteriert ist.“

Wie wir uns auch den Zusammenhang zwischen Mutation und Sterilität denken mögen, jedenfalls erscheint er uns leichter verständlich, als der Übergang zwischen der geschwächten Sexualität und der apomiktischen Fortpflanzung. Daß durch den Verlust der sexuellen Potenz nicht unmittelbar die Apomixis hervorgehen muß, erkennt STRASBURGER selbst an, da es völlig unfruchtbare Bastarde gibt. Bei diesen „ist der Geschlechtsverlust jedenfalls aber auch zu unvermittelt, um eine solche allmählich werdende Erscheinung veranlassen zu können“. Er denkt also an einen schrittweise fortschreitenden Geschlechtsverlust, der die Befruchtung erschwere und den Anlaß zur Apomixis gebe. Er meint übrigens: „Auch Diözie hat in manchen Fällen den Anstoß zur Ausbildung apogamer Fortpflanzung gegeben, weil durch Trennung männlicher und weiblicher Individuen Befruchtungsmangel sich einstellte“. STRASBURGER verzichtet damit eigentlich auf eine kausale und nähert sich der oben angeführten ökologischen Deutung KIRCHNERS. Einen solchen Zusammenhang zwischen Diözie und Apomixis zieht übrigens auch LOTSY (1901) in seiner *Rhopalocnemis*-Arbeit in Erwägung, da bei *Rhopalocnemis phalloides* infolge der Seltenheit männlicher Pflanzen die Befruchtung sehr erschwert ist. Er hält es für wahrscheinlich, „that the extreme difficulties in pollination led to the apogamy in *Balanophora*. We have to consider *Rhopalocnemis* . . . as a plant in extreme danger of extermination on account of its rarely producing seeds; who shall say whether it is not at present undergoing a crisis where the question, whether it will acquire parthenogenesis or not is one of to be or not to be?“

Wie WINKLER (1908, S. 426) betont, ist aber eine solche ökologische Erklärung wenig befriedigend, da es unverständlich ist, wie die Gefahr, in der eine Art bei ausbleibender Bestäubung schwebt, die Einführung parthenogenetischer oder apogamer Fortpflanzung bewirken kann. „Wenn in einem solchen Falle zur Erhaltung der Art die vegetative Fortpflanzung benutzt wird, so ist das ohne weiteres verständlich, da eben dann nur eine Befähigung in Anspruch genommen wird, die von vornherein vorhanden war und nun vielleicht im Laufe der Jahrhunderte durch Selektion gesteigert wird Nur also, wenn die Befähigung zur Parthenogenesis und Apogamie schon vor Eintritt der erschwerten Bestäubung vorhanden war, wäre die Vorstellung haltbar, daß die Bestäubungsschwierigkeiten zu ihrer ausschließlichen Einführung mitgewirkt hätten“.

Allerdings zieht STRASBURGER auch eine kausale und zwar trophische Beeinflussung heran, um die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle aus dem Ausbleiben der Bestäubung zu erklären (1905, S. 145): „Der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und Anschwellung der Kernnukleolen sich kundgibt, löste wohl solche Vorgänge (nämlich Parthenogenesis) aus. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwendung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes.“ Er denkt also, daß trophische Reize in doppelter Weise wirksam sind: erstens in einer vegetativen Weiterentwicklung des Archespors, d. h. also in einer Ausschaltung des Reduktionsvorganges, und zweitens als Reiz zur Weiterentwicklung des vegetativen Keimes (eine ähnliche Hypothese auch bei JACOBSSON-STIASNY 1916, S. 64f.). Dieser Ansicht hat WINKLER (1908, S. 420) entschieden widersprochen, vor allem durch den Hinweis darauf, daß ihr die Erfahrung entgegenstehe, daß Organbildung und Wachstum fast nie durch die Stoffzufuhr ausgelöst würden, sondern im Gegenteil jene die Stoffzufuhr regulierten. Es bestehe kein Grund bei den parthenogenetischen Pflanzen den genau umgekehrten Zusammenhang anzunehmen, da ja doch auch in unbefruchteten Samenanlagen im allgemeinen keine Nahrungszufuhr zu sehen sei. Auch im Falle der Parthenokarpie dürfte zweifellos die Entwicklungserregung das Primäre und die Nahrungszufuhr das Sekundäre sein.

Die im vorangehenden erörterte Erklärung der Entstehung der Parthenogenesis kann zwar nicht als eine befriedigende Lösung der Frage bezeichnet werden, sie hat aber das Verdienst, daß sie eine Reihe von Begleiterscheinungen der apomiktischen Fortpflanzung bei den Angiospermen hervorgehoben hat. In einer späteren Abhandlung hat STRASBURGER (1910c) auf eine weitere Erscheinung hingewiesen, die sich als Verbindungsglied zwischen Mutation (Polymorphismus) und dauernder Apomixis einschleibt, nämlich auf die Erhöhung der Chromosomenzahl, ohne jedoch die Bedeutung dieser Erscheinung in einseitiger Weise zu betonen. „Doch ist eine über Diploidie hinausgehende Vermehrung der Chromosomensätze keinesfalls als einzige Ursache, die zu Ovapogamie führen könnte, anzusehen. Apogamie stellt sich vielmehr allem Anscheine nach unter bestimmten Bedingungen auch infolge von Diözie ein, wenn diese die regelrechte Fortpflanzung erschwert hatte“ (STRASBURGER 1910c, S. 427). In bezug auf die Diözie beruft er sich auf solche apomiktische Pflanzen, die wie *Elatostema*, *Thalictrum purpurascens* u. a. diözisch sind und keine über die Diploidie hinausgehende Chromosomenzahl haben, wenigstens soweit, als das vorliegende Material verwandter Pflanzen zu urteilen gestattet. Selbst an die Möglichkeit, daß Bastardierung zur Apogamie (in seinem Sinne) führen könnte, denkt STRASBURGER (1910c, S. 425): „Bilder der Reduktionsteilung in Pollenmutterzellen des apogamen *Hieracium excellens* und gewisser ebenfalls apogamer Rosen, wie sie O. ROSENBERG dargestellt hat, zwingen auch zur Erörterung der Frage, ob nicht etwa Apogamie unmittelbar¹⁾ in den Gonotokonten eines Bastardes ausgelöst werden könnten, wenn

¹⁾ Im Originaltext nicht gesperrt.

Arten mit ungleicher Chromosomenzahl sich zu seiner Entstehung vereinigten.“ Doch findet er wenig Stütze in den ihm vorliegenden Tatsachen: „Bis jetzt haben sexuelle Vereinigungen von Arten mit ungleichen Chromosomenzahlen, falls sie zu starke Störungen der sexuellen Reproduktion mit sich brachten, zu Sterilität, in keinem mir bekannten Falle aber zu Ooapogamie geführt, andererseits läßt sich unschwer begreifen, daß, wenn durch Vermehrung des Chromosomensatzes statt zweier homologer Chromosomen vier oder gar acht den Gonotokonten zufallen, sie durch gegenseitige Wechselwirkung sich bei der Paarung stören könnten; haben aber erst innerhalb der Samenanlagen die Vorgänge der Reduktionsausschaltung in das Fortpflanzungsgeschäft eingegriffen und dieses im Laufe von Generationen stabilisiert, so mag das auch den Paarungsverhältnissen der Chromosomen in den Pollenmutterzellen einen regelrechteren Verlauf gesichert haben.“ Danach hält es STRASBURGER immerhin für möglich, daß aus Bastarden ungleichchromosomiger Eltern parthenogenetische Formen hervorgehen, doch nur wenn „Vorgänge der Reduktionsausschaltung“ eingreifen. Über die Art dieser Vorgänge spricht er sich nicht näher aus. Man kann sich aber darunter nichts anderes vorstellen als eine gewisse Befähigung der Pflanze zur apomiktischen Fortpflanzung, welche sich eben in der Ausschaltung der Reduktion kundgibt. Wenn aber eine solche Befähigung vorhanden ist, können wir unmöglich annehmen, daß sie erst im Bastard neugeschaffen wird, sondern müssen uns vorstellen, daß sie schon versteckt in mindestens einer Elternpflanze steckte. Also eigentlich keine hypothetische Erklärung, sondern eine Zurückverlegung des Problems.

Die Bedeutung der Mutation für die Entstehung der Parthenogenesis schränkt STRASBURGER in seiner Arbeit über die Chromosomenzahl wesentlich ein. Er formuliert (1910 c, S. 430) seine Auffassung dahin, „daß starke Mutation nur, wenn sie mit starker Chromosomenvermehrung zusammengeht, Ooapogamie fördert“. Und damit nähert sich STRASBURGER denjenigen Forschern, die einen Zusammenhang zwischen der Erhöhung der Chromosomenzahl und der Parthenogenesis vermuten. ROSENBERG (1909 b) stützt sich darauf, daß die somatische Chromosomenzahl der parthenogenetischen Pflanzen etwa doppelt so groß ist als die der nächstverwandten sexuellen Arten, eine Annahme, die wie ERNST (1918, S. 321 ff.) gezeigt hat, nicht zutrifft. „Ungefähr in der Hälfte der genauer untersuchten Verwandtschaftskreise legen die Apogamen ihren ganzen Entwicklungsgang mit der dem Sporophyten der befruchtungsbedürftigen Arten zukommenden diploiden Chromosomenzahl zurück“ (ERNST 1918, S. 325). Dennoch ist der Gedankengang ROSENBERGS von Interesse, weil wenigstens in einigen Fällen seine Ansicht zutreffen könnte. ROSENBERG stellt sich dabei vor, daß die aus irgend einer Ursache eintretende Verdoppelung der Chromosomenzahl mit dem Eintritt von Parthenogenesis verbunden ist und zwar direkt, d. i. ohne den Umweg über die Pollensterilität, die ja bei gewissen parthenogenetischen Pflanzen, wie *Hieracium aurantiacum*, nicht besteht. Es ist von Interesse, daß er die Meinung ausspricht, daß die Apomixis, die im Zusammenhang mit den durch die Vermehrung der Chromosomenzahl bedingten Störungen auftritt, oft Aposporie ist. Er hält diese Form für ursprünglicher als die anderen Arten der apomiktischen Embryosackbildung, die erst eintreten könnten, wenn durch einen Regulierungsvorgang der Übergang

aus der heterotypischen in die somatische Teilung der Embryosackmutterzelle geglückt ist. —

Wenn wir versuchen, die Richtung zu charakterisieren, in der STRASBURGER und die übrigen genannten Autoren nach einer Erklärung der apomiktischen Fortpflanzung suchten, können wir etwa folgende Punkte herausgreifen:

1. Parthenogenesis und Apogamie sind auf verschiedene Ursachen zurückzuführen.

2. Ihre Entstehung ist durch allmähliche Entwicklung zu denken.

3. Als primäre oder sekundäre Ursachen sind zu betrachten: Mutation (Polymorphismus), Diözie, Vermehrung der Chromosomenzahl, Pollensterilität, Bastardierung.

Im Gegensatz zu diesen Anschauungen haben in neuerer Zeit ERNST (1917, 1918) und WINGE (1917) die Hypothese begründet, daß Parthenogenesis und Apogamie als Folge der Bastardierung aufgetreten sei, eine Ansicht, die, wie er erwähnt, schon früher von STRASBURGER, ferner auch von JUEL (1900, S. 14) erörtert worden ist.

Die Begründung und der Weg, auf welchem ERNST und WINGE zu ihrer Ansicht gelangt sind, ist bei beiden Autoren sehr verschieden. WINGE (1917), dessen Anschauungen wir zunächst besprechen wollen, geht von der Rolle des Chromatins bei der sexuellen Fortpflanzung aus und erblickt die charakteristische Eigenschaft der Chromosomen der höheren Pflanzen in ihrer Paarungstendenz, die häufig schon in den somatischen Zellen, aber stets in den Gonotokonten in Erscheinung tritt¹⁾. Diese Paarungstendenz beherrscht die sexuelle Fortpflanzung. Besteht zwischen den Kernen der Gameten nicht die volle Harmonie, welche die Voraussetzung für die vollkommene Paarung der Chromosomen ist, so kommt eine Zygote zustande, welche nicht die normale Entwicklungsfähigkeit besitzt. Diese Unfähigkeit zur vollkommenen Chromosomenpaarung — Pathozygotie — wird eintreten, wenn Gameten verschiedener Arten oder Rassen gemeinsame Zygoten bilden. Zu den Erscheinungen, welche an diesen unter anderen auftreten können, zählt nun WINGE auch die Parthenogenesis und Apogamie: „On the fusion of heterogametes, a zygote will be formed having the sum of the chromosome numbers in the gametes. When the chromosome numbers of the parent are different, the pairing will naturally be incomplete, but where the chromosome numbers are alike, a complete union of homologous chromosomes will take place. In both then, we have an apogamous zygote, and as the related species in a genus usually have the same chromosome number x , the apogamous zygote will in most cases have $2x$ chromosomes.“ Als Belege für auf solche Weise entstandene diploide parthenogenetische Formen

¹⁾ Wenn er fortfährt: „they (die Chromosomen) are nowhere found in threes; neither in the nuclei of the endosperm, where $3x$ is nevertheless found, nor in somatic, hyperchromatic cells“ (1917, S. 195), so müssen wir diese Begründung allerdings etwas abschwächen mit Rücksicht auf die auf S. 323 f. erwähnten Befunde, welche zeigen, daß in einigen Fällen bei der Teilung von Endospermzellen eine Gruppierung von Chromosomen zu Dreiergruppen beobachtet wurde. Gegen die Annahme einer Paarungstendenz als allgemeiner Eigenschaft der Chromosomen werden wir auch bedenkllich gestimmt, wenn wir die in neuerer Zeit gemachten Beobachtungen berücksichtigen, daß bei triploiden Formen von *Canna* und *Datura* in der heterotypischen Prophase und Metaphase statt der gewöhnlichen Gemini Triaden auftreten, „each of which separated into two and one on the spindle, in a random manner with regard to the two poles“ (vgl. BELLING 1921).

dienen ihm solche Fälle wie *Marsilia Drummondii* und *Thalictrum purpurascens*. Es kann aber auch geschehen, daß in der Zygote keine Chromosomenkoppelung möglich ist, dann tritt durch die von WINGE hypothetisch angenommene „indirekte Chromosomenbindung“ Bildung diploider Gameten ein. Die von diesen erzeugte Zygote ist entweder normalsexuell, „in which case we have a new hybrid organisme with the qualities of a pure species and „double“ chromosome number, i. e. containing the sum of the chromosome numbers in the parent species“; oder sie ist parthenogenetisch infolge des Unvermögens, eine Reduktion der Chromosomen durchzuführen, „if the power of reduction has been lost, but the power of continued existence otherwise retained¹⁾“, the result will be an apogamous species with 4 x chromosomes“. Diese zunächst rein theoretischen Erwägungen sieht WINGE ebenfalls in der Natur verwirklicht und glaubt sich zu der Hypothese berechtigt: „With regard to the apogamous species, the chromosome number here is, as we know, generally just twice that of the related species, and as sexual sterility is itself characteristic of many hybrids, I consider it highly probable that apogamous species are derived from crossings between those normally sexed.“

Fassen wir die Kernpunkte aus den kurz wiedergegebenen Ansichten WINGES heraus, so finden wir darin die Ansicht vertreten, daß die Parthenogenesis direkt als Folge der Bastardierung auftritt. Die apomiktischen Pflanzen sind damals, als sie das erstemal auftraten, Pflanzen der F_1 -Generation oder der F_2 -Generation gewesen; das erstere dann, wenn sie diploid, das letztere dann, wenn sie tetraploid sind. Daß unter den apomiktischen verhältnismäßig häufig auch triploide Pflanzen vorkommen, war WINGE damals noch nicht bekannt, sonst hätte er sie gewiß der ersteren Gruppe zugezählt. Nicht erklärt ist durch WINGE, in welcher Weise die Parthenogenesis als direkte Folge der Bastardierung entsteht.

In ausführlicherer Weise hat ERNST (1918) seine Hypothese von der Apogamie als Folge der Bastardierung begründet. Es ist natürlich hier unmöglich, alle Gründe, welche ERNST anführt, wiederzugeben und daher stellen die folgenden Punkte nur einen Versuch dar, die allerwichtigsten Beweise und Ansichten dieses Autors darzulegen.

1. *Chara crinita* tritt in einer befruchtungsbedürftigen, diözischen, haploiden und in einer parthenogenetischen, rein weiblichen, diploiden Form auf. Da ERNST experimentell zeigen konnte, daß diese diploide Parthenogenesis weder durch künstliche Entwicklungserregung haploider Eizellen, noch durch die Einwirkung äußerer Einflüsse auf sexuell gebildete Zygoten entsteht, erscheint ihm die Annahme am wahrscheinlichsten, daß die Befruchtung einer haploiden Eizelle von *Chara crinita* durch artfremdes Sperma eine nur mehr zu parthenogenetischer Fortpflanzung befähigte Zygote erzeugt habe. Die parthenogenetische *Chara crinita* ist also ein metromorpher Bastard von einer haploiden weiblichen *Ch. cr.* und einem hypothetischen gleichchromosomigen Vater. ERNST ist nun geneigt, diese hypothetische Entstehung der parthenogenetischen

¹⁾ An diese im Original nicht gesperrt gedruckten Worte knüpft die nicht ganz unberechtigte Kritik WINKLEERS (1920, S. 162) an: „WINGE setzt die Entwicklungsfähigkeit der tetraploiden Bastardzygote voraus . . . Wir wollen aber doch eben gerade wissen, wie diese Fähigkeit erworben wurde.“

Ch. crinita auf andere Fälle der Apomixis auszudehnen und Apogamie geradezu als „die apomiktische Vermehrung der Nachkommenschaft von Bastarden aus Eizellen oder anderen Zellen von Gametophyten mit diploiden, von beiden Eltern herstammenden Chromosomensätzen“ zu definieren. Für ihn ist Apogamie „eine Teilerscheinung der durch Artkreuzung bewirkten vielfachen Störungen in der sexuellen Sphäre von Bastarden.“

2. Damit entsteht die Frage, inwieweit diese „Bastard-Apogamie“ im Pflanzenreiche wirklich nachzuweisen ist. Der experimentelle Nachweis, daß durch Artkreuzung ein dauernd apomiktisch sich fortpflanzender F_1 -Bastard entsteht, liegt nicht vor. Doch erscheinen ERNST die Ausichten, daß ein solches Experiment diesen zwingenden Beweis erbringt, in gewissen polymorphen Pflanzengruppen günstig, wo sowohl Apomixis vorkommt als auch Bastardierung in der Natur und im Experiment gelingt. Was die Angiospermen betrifft, erscheint ihm namentlich die Entstehung der apomiktischen *Antennaria alpina*, Eualchemillen und Hieracien durch Bastardierung wahrscheinlich. Als besonders beweiskräftige Fälle erscheinen ERNST einige *Alchemilla*-Formen, die BUSER als Bastarde zwischen *A. pentaphylla* einerseits und *A. glacialis* und *gelida* andererseits gedeutet hat, nämlich *A. gemma* und *sabauda*, da bei diesen STRASBURGER (1905) neben gestörter Pollen- und Embryosackbildung auch vereinzelt parthenogenetische Keimbildung festgestellt hat.

3. Die parthenogenetischen und apogamen Pflanzen zeigen vielfache Übereinstimmung mit Bastarden. Diese Übereinstimmung äußert sich insbesondere in folgenden Erscheinungen:

a) In ihrer vegetativen Entwicklung und vielfach auch in ihrer Fruktifikation gleichen parthenogenetische Pflanzen luxurierenden Bastarden.

b) Die Pollenentwicklung weist bei beiden ähnliche Störungen auf.

c) Bei beiden ist die Rückbildung der männlichen Organe oft stärker als die der weiblichen ausgeprägt, doch zeigen auch diese vielfach übereinstimmende Störungen. Innerhalb der Angiospermen sehen wir bei der Bildung des Embryosackes, daß die Durchführung der Reduktionsteilung mißlingen kann. Der Unterschied zwischen den sterilen Bastarden einerseits und den parthenogenetischen und apogamen andererseits liegt nur darin, daß bei den ersteren Degeneration des weiblichen Gametophyten eintritt, bei den letzteren rechtzeitig der Reduktionsvorgang in einen somatischen Teilungsvorgang übergeführt oder durch Aposporie Ersatz geschaffen wird.

Die Ähnlichkeit, die in diesen Erscheinungen zwischen Bastarden und apomiktischen Pflanzen besteht, deutet auf die vorausgegangene fremdartige Befruchtung als gemeinsame Ursache hin.

4. Parthenogenetische und apogame Arten erweisen sich in ihrer Chromosomenzahl, bezogen auf nächstverwandte normalsexuelle Arten, als diploid, triploid, tetraploid, ditriploid und octoploid. Diese Chromosomenzahlen stehen mit der Bastardierungshypothese in Einklang, da auch bei Bastarden entsprechende Verhältnisse zwischen ihren Chromosomenzahlen und denen ihrer Eltern bekannt sind.

5. Parthenogenesis und Apogamie ist nur eine unter den verschiedenartigen Folgen der Bastardierung. Auch die Parthenokarpie, die Adventivembryonie und Fälle von ausschließlich

vegetativer Propagation finden nach ERNST die beste Erklärung, wenn wir sie als Folgen der Bastardierung auffassen.

Wenn wir nun darangehen, die in Anbetracht des kurzen Zeitraumes, der seit dem Erscheinen von ERNSTS Buch verstrichen ist, große und bedeutsame Literatur zu erörtern, die sich mit dessen Anschauungen beschäftigt, werden wir am besten von der Frage ausgehen: Inwieweit sind wir berechtigt, in den apomiktischen Angiospermen Bastarde zu erblicken? Wie früher betont wurde, sind zwar die Störungen, die im Verlaufe der Mikro- und Makrosporenentwicklung auftreten, kein unbedingt verlässliches Kennzeichen der Bastardnatur, es kommt ihnen aber doch die Kraft eines Wahrscheinlichkeitsbeweises zu. Insbesondere wird ein Ablauf der Reduktionsteilung nach dem „*Drosera*-Schema“ dann, wenn die Chromosomenzahlen der normalsexuellen Verwandten genügend verlässlich bekannt sind, die Entstehung einer apomiktischen Art durch Kreuzung verschiedenchromosomiger Arten sehr wahrscheinlich machen können. In der Tat hat sich nun gerade durch Untersuchungen der neuesten Zeit zeigen lassen, daß eine Anzahl apomiktischer Arten mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit als Bastarde betrachtet werden müssen.

Für die apomiktischen Hieracien ist insbesondere durch die Untersuchungen ROSENBERGS (1917) das Verhältnis der Chromosomenzahlen zu denen der normalsexuellen Arten geklärt worden. Die Gattung *Hieracium* gehört, wie wir durch die Untersuchungen JUELS (1905) und ROSENBERGS (1907, 1917) wissen, zu denjenigen Compositen, bei denen die haploide Zahl 9 als Grundzahl fungiert. In der Untergattung *Archhieracium* erwiesen sich die apomiktischen Arten *boreale*, *laevigatum*, *lacerum*, *pseudoillyricum* und *umbellatum* var. *linearifolium* als triploid und der Verlauf ihrer Reduktionsteilung zeigte herabgesetzte Chromosomenbindung. In der Untergattung *Pilosella* zeigt die Art *pilosella* die wenigsten Abweichungen vom normalsexuellen Verhalten. Sie ist in bezug auf die Grundzahl 9, die in der normalsexuellen *auricula* verwirklicht ist, tetraploid; ihre Kernteilungen verlaufen bei der Pollenbildung ganz regelmäßig, abgesehen von selten auftretenden ungepaarten Chromosomen in den Pollenmutterzellen, in der Embryosackmutterzelle dagegen zeigt ein Teil der Chromosomen deutlich ein abgeschwächtes Bindungsvermögen und die Folge ist in der heterotypischen Teilung eine ungleichmäßige Verteilung an die Tochterkerne. *H. excellens* hat die somatische Zahl 42; dennoch sind die Beziehungen zur Grundzahl dadurch klar, daß bei der Teilung der Pollenmutterzellen 18 Paarlinge und 6 ungepaarte Chromosomen auftreten. *H. aurantiacum* hat etwa 36 als somatische Chromosomenzahl; bei der Durchführung der Reduktion in den Pollenmutterzellen zeigt sich jedoch, daß nicht immer völlige Chromosomenbindung besteht, so daß Pollenkörner mit 14—22 Chromosomen entstehen. Daß auch die Pollenkörner mit einer von 18 verschiedenen Zahl befruchtungsfähig sind, erwiesen F₁-Bastarde, die durch Bestäubung einer normalsexuellen Mutter mit *aurantiacum*-Pollen erzielt wurden.

Auf Grund dieser Ergebnisse gelangt nun ROSENBERG zu einer Auffassung, die sich mit der von ERNST und WINGE ziemlich deckt, nur daß sich ROSENBERG nicht darüber äußert, ob seine Annahme auch auf andere apomiktische Arten auszudehnen sei. Er ist geneigt, der Bastardierung jedenfalls eine sehr bedeutende Rolle bei der Entstehung

der apomiktischen Formen zuzuerkennen. *Hieracium excellens* ist für ihn „wahrscheinlich ein Bastard“ und bezüglich der untersuchten Archhieracien ist er ebenfalls von der Bastardnatur überzeugt und meint, daß „die Triploidie der apogamen Hieracien gewissermaßen die Entstehung der Apogamie erkläre“. Es erscheint ihm klar, „daß triploide Rassen durch eine Kreuzung entstanden sind, und sie können nicht oder nur schwer auf sexuellem Wege erhalten werden. Die Reduktionsteilung verläuft ja nach dem *Drosera*-Schema und gibt sehr verschiedenchromosomige Sexualzellen. Es ist dann wohl anzunehmen, daß die Apogamie durch eine gewisse Anlagenkombination und dergl. bei der Kreuzung vermittelt wurde“.

HOLMGREN (1919) gelang es für zwei Compositen-Arten, *Erigeron* cfr. *annuus* und *Eupatorium glandulosum*, Parthenogenesis nachzuweisen und die Bastardnatur dieser Pflanzen durch die Chromosomenverhältnisse wahrscheinlich zu machen. *Erigeron annuus* ist danach eine triploide Art ($2x = 27$) im Vergleich zu den anderen untersuchten *Erigeron*-Arten, deren Grundzahl 9 beträgt¹⁾. Ebenso erwies sich *Eupatorium glandulosum* als triploid ($2x = 51$) in bezug auf die in der Gattung vorkommende haploide Zahl 17. Trotzdem nimmt HOLMGREN gegenüber der Bastardierungshypothese eine sehr zurückhaltende Stellung ein. Mit Rücksicht darauf, daß bei der Makrosporenbildung parthenogenetischer Pflanzen sehr oft die Reduktionsteilung ausgeschaltet und in eine Äquationsteilung übergeleitet wird, legt er sich zunächst die Frage vor, ob auch bei sicheren Bastarden eine solche Ausschaltung der Reduktionsteilung vorkomme. In der Tat ist dies bei gewissen von FEDERLEY untersuchten *Pygaera*-Bastarden der Fall. „Es steht also fest, daß die Bastardierung in bestimmten Fällen die Ausschaltung der Reduktionsteilung bewirken kann. Es hat indessen meiner Ansicht nach keine Berechtigung, das Zustandekommen der somatischen Kernteilung in den Embryosackmutterzellen auf diese Weise zu erklären. Vermutlich ist der somatische Teilungsvorgang bei den apogamen Pflanzen als ein charakteristisches Merkmal zu betrachten, das durch die apogame Neigung bedingt ist, nicht als eine durch die Bastardierung entstandene Vorbedingung der Apogamietendenz; oder mit anderen Worten, die Tendenz zur apogamen Fortpflanzung ist das Primäre, die Ersetzung der Reduktionsteilung durch Äquationsteilung das Sekundäre. Die Befunde bei den *Pygaera*-Bastarden zeigen auch, vorausgesetzt, daß die Ovogenese ähnlich wie die Spermatogenese verläuft, daß eine Bastardierung, welche die Ausschaltung der Reduktionsteilung und das Zustandekommen einer Äquationsteilung bewirkt, nicht für die Auslösung der apogamen Fortpflanzung genügt, sondern nur die Bildung von diploiden Gameten herbeiführt, welche nie ohne Befruchtung entwicklungsfähig sind.“

Der Übergang von der Bastardierung zur Parthenogenesis über die ausgeschaltete Reduktionsteilung hat übrigens zur Voraussetzung, daß eine mehr oder weniger vollständige Aufhebung der Chromosomenaffinität stattgefunden hat. HOLMGREN legt daher Wert darauf, daß bei manchen parthenogenetischen Pflanzen eine Bindung der Chromosomen in den Pollenmutterzellen vorhanden ist. Er hält es daher für wahrscheinlicher,

¹⁾ Es darf indessen nicht verschwiegen werden, daß TAHARA (1921) für *E. annuus* $2x = 26$ und bei *E. linifolius* dieselbe Zahl fand.

daß „die gestörten Affinitätsverhältnisse der apogamen Formen ebenso wie die Ausschaltung der Reduktionsteilung als eine Begleiterscheinung der apogamen Entwicklungstendenz“ zu betrachten sei.

Diese Angaben werden genügen, um den Kernpunkt von HOLMGRENS Ausführungen darin erkennen zu lassen, daß er nicht wie ERNST die apomiktische Fortpflanzung als eine direkte Folge der Kreuzung ansieht, sondern annimmt, daß Apomixis schon vor der Kreuzung, zum mindesten als „apogame Entwicklungstendenz“ vorhanden ist. Er nimmt an, „daß Bastardierung unter gewissen Bedingungen die Auslösung¹⁾ einer apogamen Entwicklungstendenz (entweder in Verbindung mit einer Veränderung der Chromosomenzahl oder ohne dieselbe) vermitteln kann; diese apogame Entwicklungstendenz bewirkt dann die Trennung der Chromosomen und die Ausschaltung der Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle, während dieselbe Tendenz die Vorgänge in den Pollenmutterzellen weniger beeinflusst, so daß die Affinität und die heterotype Organisation dort in wechselndem Grade fortbestehen können“. Die Bastardierung betrachtet HOLMGREN „als ein sehr bedeutungsvolles Moment bei der Entstehung der apogamen Formen, möglicherweise sogar als eine notwendige Voraussetzung“, aber nicht als eigentliche Ursache. Auch ist er nicht geneigt, der Bastardierungshypothese eine allgemeine Bedeutung zuzuerkennen; er hält es „nicht für ganz ausgeschlossen, daß Beispiele von Apogamie ohne Verbindung mit Hybridismus vorkommen können“.

Von anderen Autoren, die auf die ERNSTSche Hypothese eingehen, sei zunächst BÖÖS (1924) erwähnt, der sich im großen und ganzen an HOLMGREN anschließt. HABERLANDT (1921a) bezweifelt, ob die Bastardierung in dem Umfang Parthenogenesis verursacht habe, wie ERNST annimmt. Seine Anschauungen über die Entwicklungserregung parthenogenetischer Eizellen fügen sich im übrigen der Bastardierungshypothese sehr gut ein, wie er selbst anerkennt: „Wenn sich aber tatsächlich die Bastardnatur der meisten parthenogenetischen Pflanzen erweisen sollte, so könnte man sich vorstellen, daß die Bastardierung die Bildung von Abbauprodukten, die als Teilungshormone fungieren, durch Stoffwechselstörungen in den Eizellen erleichtert.“

Die ausführlichste Besprechung und scharfsichtigste Kritik der Bastardierungshypothese verdanken wir WINKLER (1920). Auf das allgemein wichtige Ergebnis seines Buches, nämlich die Feststellung, daß auch im Tierreich dauernde Apomixis in verschiedenen Abteilungen des Systems vorkommt, soll hier ebensowenig näher eingegangen werden, wie auf seine Ausführungen, die sich mit der ERNSTschen Deutung der somatischen Parthenogenesis von *Chara crinita* befassen und vor allem darauf hinweisen, daß ERNST gewisse Hilfhypothesen machen muß, um die Metromorphie und Eingeschlechtigkeit der parthenogenetischen *Ch. crinita* zu erklären. Hier sollen nur diejenigen Einwendungen WINKLERS besprochen werden, die für die bei den Angiospermen vorkommenden Verhältnisse von besonderer Bedeutung sind.

Ein wichtiger Einwand WINKLERS besteht darin, daß das Auftreten parthenogenetischer Pflanzen in polymorphen Formen-

¹⁾ Der Ausdruck Auslösung ist nach dem Zusammenhang so gemeint, daß eine latent vorhandene Anlage durch die Bastardierung wirksam wird.

kreisen zu gewissen Schwierigkeiten führt, die die Entstehung der Apomixis als Folge der Bastardierung unwahrscheinlich erscheinen lassen. Der Gedankengang WINKLERS, den dieser im einzelnen insbesondere an dem von ERNST als beweiskräftig anerkannten Fall von *Alchemilla gemmia* anwendet, sei hier nur im allgemeinen erläutert. In einer Anzahl von Fällen sind parthenogenetische Formen Glieder eines polymorphen Formenkreises. Die Annahme einer plötzlichen Entstehung der Parthenogenesis als Folge von Bastardierung muß ohne Zweifel diese Polymorphie miterklären oder es darf ihr wenigstens aus dieser keine Schwierigkeit erwachsen. Nehmen wir nun an, eine parthenogenetische Form eines solchen polymorphen Formenkreises sei ein F_1 -Bastard zweier Arten. Dann steht zu erwarten, daß sie einfürmig ist. Ist sie aber ein F_2 -Bastard, dann ist wohl ihre Vielgestaltigkeit als Aufspaltung verständlich, aber dann muß die F_1 -Pflanze sexuell potent gewesen sein, sonst hätte diese ja nicht in der F_2 -Generation aufspalten können. Bei der F_1 -Generation hätte also Bastardierung keine Parthenogenesis zur Folge gehabt und es bliebe dann zu erklären, warum in der F_2 -Generation plötzlich Parthenogenesis aufgetreten sei. Unter Umständen könnte jedoch zur Erklärung herangezogen werden, daß einer der Eltern der parthenogenetischen Pflanze oder beide selbst hybrid gewesen seien. Dann würden wir aber vor derselben Schwierigkeit stehen, wie in dem eben erwähnten Fall: wir müßten erklären, warum bei dem hybriden Elter die Bastardierung nicht zur Parthenogenesis geführt habe, während in dessen Nachkommenschaft diese doch auftritt. Schließlich könnten wir annehmen, die Kreuzung habe zur Entstehung einer parthenogenetischen F_1 -Pflanze geführt und die Polymorphie sei in der parthenogenetischen Nachkommenschaft durch zahlreiche Mutationen zustande gekommen. Hierzu bemerkt WINKLER (1920, S. 145): „Das würde aber heißen, ein Wort an die Stelle einer Erklärung zu setzen.“ Wie später ausgeführt werden wird, hat TÄCKHOLM diesen von WINKLER verpönten Schritt wirklich getan und Mutation als Hilfhypothese herangezogen, um aus dem Zwiespalt zwischen der hybriden Entstehung der Apomixis und Polymorphie herauszukommen.

Ein anderer Einwand WINKLERS wendet sich gegen diejenigen Autoren, welche in dem Chromosomenbestand einer parthenogenetischen Art Beweise für deren Entstehung durch Bastardierung sehen. Insbesondere erblicken einzelne Forscher in der Triploidie eine Erscheinung, die „nicht gut anders als durch Kreuzung erklärt werden kann“ (HOLMGREN 1919, S. 103; vgl. auch ähnliche Äußerungen bei ROSENBERG 1917, S. 198, TÄCKHOLM 1923 u. a.). Triploidie kann gewiß noch anders zustande kommen als durch Kreuzung einer tetraploiden mit einer diploiden Art. Wohl ist von diesen Möglichkeiten die dispermatistische Befruchtung (vgl. S. 314) eine jedenfalls seltene und insofern zweifelhafte Erscheinung, als wir keinen Fall kennen, wo durch sie eine entwicklungsfähige Zygote entstanden wäre. Ebenso wenig haben wir Anhaltspunkte dafür, daß eine — doch bei sexuellen Arten normaler Weise triploide — Endospermzelle einen Embryo erzeugen kann. Aber eine andere Möglichkeit, die die Entstehung einer triploiden Pflanze bedingen kann, wird von WINKLER betont und verdient sehr wohl bei der Erörterung der einzelnen Fälle näherer Erwägung. Es könnte bei einer Art diploider Pollen auftreten und eine normale Eizelle derselben Art befruchten; es

würde dann keine Bastardierung, sondern höchstens eine „Kreuzung zwischen der diploiden und tetraploiden Ausprägung“ derselben Art vorliegen. Solche triploide Formen von *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum* hat WINKLER wirklich erzeugt und sie zeigten keinerlei Anzeichen von Apomixis, sie waren z. T. fertil und dieses Verhalten zeigten auch die folgenden Generationen. Es führt also mindestens diejenige Art der Triploidie, die durch die sexuelle Verschmelzung eines diploiden und eines haploiden Gameten entsteht, nicht unbedingt zur apomiktischen Fortpflanzung. Ferner wendet sich WINKLER gegen solche Autoren, die zu wenig kritisch bei der Feststellung der Triploidie vorgehen, und stellt schließlich die vollkommen gerechtfertigte Forderung auf, daß bei triploiden Formen nur dann sichere Schlüsse auf Bastardierung gezogen werden dürfen, „wenn auch morphologische und sonstige Gründe den Schluß rechtfertigen und unterstützen Nach alledem ist offensichtlich bei Rückschlüssen von der Chromosomenzahl auf die Bastardnatur die allergrößte Vorsicht geboten, und wenn also etwa eine parthenogenetische Pflanze scheinbar triploide Chromosomenzahl besitzt, so kann sie, falls keine anderen Anzeichen für ihre Bastardnatur vorliegen, nicht ohne weiteres zugunsten der Bastardierungshypothese der Parthenogenesis ins Feld geführt werden“.

Trotz schärfster Kritik gesteht aber WINKLER doch zu, daß Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Bastardierung bestehen dürften; er wendet sich vor allem gegen eine Verallgemeinerung der ERNSTschen Hypothese und betont, daß der Kernpunkt der Bastardhypothese in dem ursächlichen Zusammenhang zwischen Bastardierung und dauernd apomiktischer Fortpflanzung liege und dieser ursächliche Zusammenhang müsse bewiesen werden. „Selbst wenn es sich herausstellen sollte, daß viele oder sogar die Mehrzahl der parthenogenetischen Pflanzen Bastarde wären, ja selbst dann wäre der Schluß noch nicht gerechtfertigt, daß ihre Bastardnatur die apomiktische Fortpflanzungsweise verursacht habe. Denn es wäre sehr wohl möglich, daß durch die Bastardierung nur die Vorbedingungen geschaffen würden, die es den die Parthenogenesis selbst erst bewirkenden Faktoren ermöglichten oder erleichterten ihren Einfluß mit Erfolg auszuüben.“

Wir wollen uns nun im Anschluß an diese referierend gehaltene Darstellung der Bastardierungshypothese — ERNST selbst bezeichnet sie als eine Arbeitshypothese — zunächst die Frage vorlegen, inwieweit wir uns nach dem, was wir heute über Bastardierung und Apomixis wissen, eine Vorstellung zu bilden imstande sind, wie Parthenogenesis aus der Bastardierung hervorgehen könnte.

Es ist klar, daß wir dabei den Ausgang von solchen F_1 -Bastarden nehmen müssen, bei welchen der Ablauf der Meiosis gestört ist. Die diesbezüglich in Betracht kommenden Bastarde weisen nun in bezug auf die Verteilung und Bindung der Chromosomen eine außerordentliche Mannigfaltigkeit auf, die bereits früher (S. 444 ff.) eine kurze Darstellung gefunden hat. Es ist erstens der Grad der Chromosomenbindung verschieden und zweitens die Art, wie in der heterotypischen Teilung die Chromosomen gegen die Pole zu abgegeben werden. Wir wollen nun in Kürze die Hauptfälle dieser „hybriden“ Meiosis betrachten und uns fragen, welche von ihnen geeignet sind, eine diploide Zelle zu liefern, die zum Embryosack werden kann.

1. Der Bastard hat die Fähigkeit, die Chromosomen in der Diakinese vollkommen zu binden. Ist er durch Kreuzung von Eltern mit gleicher Chromosomenzahl entstanden, so wird, wenn nicht aus anderen Gründen Sterilität eintritt, die Reduktion wie bei einer normalen Pflanze durchgeführt. Stammt er von Eltern mit ungleicher Chromosomenzahl, so werden in der Diakinese soviel Gemini auftreten, als die haploide Zahl desjenigen Elters gestattet, der die kleinere Chromosomenzahl hat, und außerdem ungepaarte Chromosomen. Nehmen wir als einfaches Beispiel einen triploiden Bastard an, so ist die Diakinese durch die Formel $2x + x$ charakterisiert. Die gepaarten Chromosomen werden in der heterotypischen Teilung gleichmäßig an die Tochterkerne abgegeben, die ungepaarten entweder als ganze nach der halbheterotypischen Weise oder äquationell unter Längsspaltung verteilt. In beiden Fällen entstehen nach der heterotypischen Mitose Tochterkerne, die nicht mehr die somatische (im besonderen Falle triploide) Chromosomenzahl aufweisen. Wenn ein solcher Tochterkern zum Ausgangspunkt eines Embryosackes wird, so wird dieser eine Chromosomenzahl aufweisen müssen, die keine einfache Beziehung zu den Chromosomenzahlen der Eltern hat. Auf diese Weise finden die Chromosomenzahlenverhältnisse zahlreicher apomiktischer Angiospermen keine Erklärung und damit ist es unwahrscheinlich geworden, daß eine Kreuzung, die einen Bastard mit vollkommener Chromosomenbindung erzeugt hat, eine apomiktische Pflanze liefert, deren Embryosack aus der Embryosackmutterzelle entsteht. Es ist von diesem Standpunkte aus sehr interessant, daß die parthenogenetischen Hieracien der Untergattung *Pilosella*, bei denen nach der von ROSENBERG (1917) untersuchten Pollenentwicklung zu schließen, die Fähigkeit zur Gemini-Bildung in hohem Maße besteht, der Embryosack aposporisch gebildet wird.

2. Der Bastard hat die Fähigkeit der Chromosomenbindung nur in unvollkommener Weise. In der Diakinese werden daher weniger als die denkbar möglichen Gemini und daneben ungepaarte Chromosomen auftreten. Dieselben Überlegungen wie im vorigen Falle werden uns auch hier überzeugen, daß so keine apomiktische Pflanze entstehen kann, deren Chromosomenzahl in einfachen Zahlenbeziehungen zu denen der hypothetischen Eltern steht und deren Embryosack aus der Embryosackmutterzelle hervorgeht.

3. Der Bastard hat die Fähigkeit der Chromosomenbindung nicht. In diesem Falle kann die Verteilung der Chromosomen an die Pole entweder

- a) halbheterotypisch vor sich gehen, d. h. es werden ganze Chromosomen nach Zufall dem einen oder anderen heterotypischen Spindelpol zugewiesen, oder
- b) äquationell oder
- c) intermediäres Verhalten, indem ein Teil halbheterotypisch, der andere äquationell geteilt wird.

Für die unter a und c genannten Fälle kommen wir zu demselben Ergebnis wie früher. Der Fall b dagegen liefert Tochterkerne, deren Chromosomenzahl somatisch und zwar gleich der Summe der beiden elterlichen Chromosomenzahlen ist. Dieser Kern kann also zum Ausgangspunkt eines Embryosackes mit der somatischen Chromosomenzahl werden.

Es ist damit die Möglichkeit dargelegt, daß durch Bastardierung eine parthenogenetische Pflanze entsteht, deren Chromosomenzahl einfache Beziehungen zu den Chromosomenzahlen der hypothetischen Eltern aufweist und deren Embryosack aus einer Embryosackmutterzelle hervorgeht. Allerdings scheint dieser Fall b bei sicheren pflanzlichen Bastarden bis jetzt nicht beschrieben zu sein. Es sind aber Annäherungen an ihn bekannt und wirklich beobachtet ist er bei dem auch von HOLMGREN zitierten Schmetterlingsbastard *Pygaera*. Dem Umstand, daß er bei einem höheren Pflanzenbastard noch nicht festgestellt ist, ist wohl kein entscheidendes Gewicht beizulegen, nachdem die Zahl derjenigen Bastarde, bei denen der Reduktionsvorgang bei der Entwicklung der Makrospore genau erforscht wurde, sehr gering ist. Daß dieser Fall auch hier möglich ist, erscheint selbstverständlich und dies zeigen auch Beobachtungen über die Pollenbildung bei einzelnen parthenogenetischen Hieracien der Untergattung *Archhieracium* (ROSENBERG 1917).

Eine andere denkbare Möglichkeit des Reduktionsvorganges, durch welche Sporenkerne mit der somatischen Chromosomenzahl entstehen, wäre die Verschmelzung der beiden homöotypischen Spindeln, die tatsächlich bei einem Bastard beobachtet ist, nämlich bei *Papaver somniferum* \times *orientale* (LJUNGDAHL 1922 und YASUI 1921).

Wir sehen somit, daß es bei der Bastardierung infolge gestörter Reduktionsvorgänge zur Bildung von Zellen kommen kann, welche die somatische Chromosomenzahl des Bastardes besitzen. Daß solche Zellen zu Embryosäcken werden können, ist nicht auffallend. Die Annahme von irgendwelchen „Embryosack-bildenden Stoffen“ im Ovulum liegt nahe, wenn wir sehen, daß im Nuzellus ganz verschiedenwertige Zellen, außer Tetradenzellen auch Dyaden- und Embryosackmutterzellen, selbst rein vegetative Zellen zu Embryosäcken auswachsen können. Nicht die Entstehung der Zelle, sondern der Ort, wo sie ist, bestimmen ihr Schicksal.

Der Weg, der von der Bastardierung zur Ausbildung eines Embryosackes mit somatischer Chromosomenzahl führt, ist also wirklich denkbar und wir können in der Entwicklung der Embryosäcke parthenogenetischer Pflanzen keine Stadien finden, welche die Annahme ausschließen, daß diese Pflanzen durch Kreuzung entstanden sind. Die Vorstellung, daß die Eizelle eines solchen Embryosackes mit der somatischen Chromosomenzahl zur Weiterentwicklung befähigt ist, hängt nach den Anschauungen, zu welchen HABERLANDT (1921 b, 1923 c) über die Entwicklungserregung parthenogenetischer Eizellen gelangt ist, nicht mehr in der Luft. Nekrohormone, die von absterbenden Partien in der Nähe des Embryosackes ausgehen, sind wahrscheinlich in bestimmten Fällen für die Weiterentwicklung der Eizelle verantwortlich zu machen. Und daß gerade in einem Bastard der Anlaß zur Degeneration bestimmter Zellpartien gegeben ist, dürfte ebenfalls als wahrscheinlich gelten.

Nach allem können wir uns heute immerhin ein Bild machen, wie die Entstehung von Parthenogenesis als direkte Folge der Bastardierung gedacht werden kann. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß wirklich Parthenogenesis auf diesem Wege entstanden ist oder entsteht. Im Gegenteil stehen der Bastardierungshypothese einige Schwierigkeiten im

Wege, welche ihre allgemeinere Geltung zweifelhaft erscheinen lassen. Im folgenden sollen einige Punkte hervorgehoben werden, welche nicht geklärt und als Fragestellung für künftige Untersuchungen von Bedeutung sind.

Im folgenden sollen nun nicht nur diejenigen Fälle allein besprochen werden, wo dauernde Parthenogenesis auftritt, sondern alle, wo überhaupt dauernde Apomixis (Agamospermie, TÄCKHOLM 1923) vorkommt. Insbesondere kommt neben der Parthenogenesis die habituelle Adventivembryonie in Betracht. Es ist wahrscheinlich, daß die verschiedenen Formen der Apomixis trotz ihrer morphologischen Ungleichwertigkeit doch unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt bei der Beurteilung der Frage nach ihrer Entstehung zusammengefaßt werden dürfen. Dafür spricht außer der gemeinsamen Eigenschaft, daß die Agamospermen dauernd ihre Sexualität eingebüßt haben, vor allem der Umstand, daß die in Betracht kommenden Formengruppen polymorphen Kreisen angehören, soweit wenigstens eingehendere systematische Untersuchungen vorliegen: die Gattungen *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rosa*, *Wikstroemia* (vgl. STRASBURGER 1909 a), *Erigeron*, *Antennaria* u. a. sind da gute Beispiele. Wenn wir neue Fälle apomiktischer Entwicklung auffinden wollen, dürfen wir am ehesten in solchen „systematischen Nebelflecken“ Erfolg haben.

Bei der Beurteilung der Frage, ob wirklich Bastardierung die Ursache der dauernden Apomixis ist, erscheint natürlich in erster Linie die Frage am wichtigsten, ob die bekannten apomiktischen Pflanzen Bastarde sind und ob sich unter ihnen reine Arten vorfinden. Die Beantwortung setzt nicht weniger voraus als die sichere Unterscheidung von Bastarden und reinen Arten. Die Prüfung auf Heterozygotie durch Kreuzung ist naturgemäß bei völlig apomiktischen Pflanzen nicht möglich. Denkbar und durchführbar ist sie dagegen bei partiell apomiktischen Pflanzen und diesbezüglich liegen die Kreuzungsversuche OSTENFELDS (1910) an Arten von *Hieracium* subgen. *Pilosella* vor. Beweiskräftig unter diesen Versuchen ist insbesondere die Kreuzung *auricula* (normal-sexuell) \times *aurantiacum*, die in F_1 eine sehr bunte Nachkommenschaft ergab. Daraus dürfen wir wohl mit Sicherheit schließen, daß der zur Bestäubung verwendete *aurantiacum*-Pollen einem Bastard entstammte. Alle übrigen Kennzeichen für Bastarde sind nicht unbedingt beweiskräftig, da Störungen der Meiosis, Pollensterilität, triploide somatische Chromosomenzahl auch auf andere Weise entstanden gedacht werden können. Für einen Fall ist allerdings die Bastardnatur fast bis zur Evidenz nachgewiesen und zwar für die Gruppe der *Caninae* in der Gattung *Rosa*. Die Chromosomenzahlen, die da auftreten, sind Vielfache der Grundzahl 7 und in der Diakinese erscheinen neben 7 gepaarten 14 oder 21 oder 28 ungepaarte Chromosomen. Diese Chromosomenverhältnisse können nur durch Bastardierung einer Art mit der haploiden Zahl 7 mit einem anderen Elter erklärt werden, dessen haploide Zahl 21 oder 28 oder 35 beträgt. Die für die Entstehung der triploiden somatischen Zahlen herangezogenen Hypothesen der dispermatischen Befruchtung und der Entstehung aus einer Endospermzelle — an und für sich sehr gesuchte Erklärungen — versagen hier ebenso, wie die von WINKLER betonte Möglichkeit, daß durch die Verschmelzung eines diploiden Gameten mit einem haploiden derselben Art eine triploide

Zygote entsteht¹⁾. Die Annahme, daß unter Umständen tri-, tetra- oder pentaploide Gameten entstehen, wird wohl kaum jemand zuhulfe rufen, um der einfacheren und wahrscheinlicheren Erklärung auszuweichen, daß die tri-, tetra- und pentaploiden Gameten eben anderen Arten angehören. Die ebenfalls mögliche Annahme, daß die *Caninae* Formen mit herabgesetzter Chromosomenbindung seien, würde erstens ebenfalls auf Bastardierung als wahrscheinliche Ursache hinweisen, zweitens aber unerklärt lassen, warum gerade die Bindung auf sieben Gemini herabgesetzt worden wäre. Unter solchen Umständen können wir nicht anders als die *Caninae* für Bastarde halten und zwar für F₁-Bastarde. Denn gehörten sie einer späteren Generation an, müßten im allgemeinen ganz andere Chromosomenzahlen auftreten.

Damit aber, daß für eine Gruppe apomiktischer Pflanzen die Bastardnatur feststeht, ist natürlich die Frage aufgeworfen, ob Ähnliches auch für andere apomiktische Pflanzen gilt. Vor allem dürften zu diesen noch die triploiden parthenogenetischen Arten von *Hieracium*, Untergattung *Archhieracium* und wohl auch die Pilosellen zu rechnen sein, da wenigstens nach den neueren Untersuchungen die Grundzahl 9 für die ganze Gattung sichergestellt ist. Weniger sicher erscheint die Bastardnatur nach den Chromosomenverhältnissen für die apomiktischen Vertreter der Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*, da mindestens zweierlei Grundzahlen für jede dieser Gattungen angegeben werden (vgl. die Liste der Chromosomenzahlen bei TISCHLER 1921/22, S. 574, ferner HOLMGREN 1919 und TAHARA 1921).

Zweifelloos spricht es sehr zugunsten der ERNSTSchen Hypothese, wenn feststeht, daß wenigstens ein Teil der dauernd apomiktischen Pflanzen Bastarde sind. Indessen ist aber auch zu beachten, daß es eine Anzahl apomiktischer Pflanzen gibt, für die wir keine Instanzen anführen können, die für deren Bastardnatur sprechen. Hierher gehören vor allem solche Arten, deren Pollenentwicklung vollkommen ungestört verläuft, wie *Thalictrum purpurascens* und *Atamosco texana*. Allerdings können wir auch nicht beweisen, daß diese Pflanzen reine Arten sind. Ferner ist sehr zu bedenken, daß es außerordentlich schwierig ist, anzugeben, welche Arten als Eltern der hypothetischen Bastarde in Betracht kommen. Im günstigsten Falle ist allenfalls ein Elter namhaft zu machen, der andere imaginär. Die Zurückverlegung des Kreuzungsvorganges in die Tertiärzeit, die Heranziehung der Eiszeit, um die Verwaistheit der heutigen apomiktischen Bastarde zu erklären, und dergl. Annahmen machen den Eindruck von Hilfshypothesen, weil wir keinen Grund angeben können, warum nicht auch gegenwärtig noch Bastarde entstehen

¹⁾ CHIARUGI (1926 b) hat festgestellt, daß *Artemisia nitida*, die sich rein vegetativ vermehrt, aber sich außerdem „anstrengt“, parthenogenetische und aposporische Embryosäcke zu erzeugen (vgl. S. 508), eine triploide, in der heterotypischen Prophase durch autosyndetische Chromosomenbindung ausgezeichnete Form ist. Für die Entstehung dieser Triploidie kommen nach dem Autor folgende, nicht gewaltsam gesuchte Hypothesen in Betracht: 1. Kreuzung einer diploiden und einer tetraploiden Art, wobei aber die Verwandtschaft zwischen beiden eine solche ist, daß Autosyndese möglich ist; 2. Kreuzung zwischen zwei diploiden Arten, wobei in der Zygote die Chromosomen des einen Elters eine Längsspaltung und daher eine Verdoppelung erfahren haben; 3. Verschmelzung zweier Gameten derselben Art, wobei der eine aus irgend einer unbekannten inneren oder äußeren Ursache diploid geworden ist. Die Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten läßt CHIARUGI offen, ist aber für seine Person der dritten zugeneigt.

sollen, die die Fähigkeit zu apomiktischer Fortpflanzung erlangen. Diese Bedenken, die eigentlich nur besagen, daß die ERNSTSche Erklärung vorläufig nur eine Hypothese ist, müssen wir solange hegen, als nicht ein künstlich erzeugter Bastard die Fähigkeit der dauernden Apomixis zeigt. Inwieweit die Ergebnisse HAGEDOORNS (1924) an verschiedenen Kürbissrassen (vgl. S. 502) geeignet sind, als Beweismaterial zu dienen, bleibe dahingestellt.

Der von WINKLER erhobene und eingehend besprochene Einwand, daß die Bastardierungshypothese ins Gedränge komme, wenn sie die Verknüpfung der Apomixis mit der Polymorphie erklären solle, wurde von TÄCKHOLM an Hand der von ihm untersuchten Rosen der *Caninae*-Gruppe einer ausführlichen Erörterung unterzogen. Die Schwierigkeit liegt darin, daß man sich nach der Bastardierungshypothese, wie oben erwähnt wurde, zu entscheiden hat, ob die Polymorphie vor oder nach der Kreuzung entstanden ist. Die Untersuchungen TÄCKHOLMS haben nun ergeben, daß die bei den *Caninae* vorkommenden Chromosomensätze nur dann verständlich sind, wenn sie als F_1 -Bastarde betrachtet werden. Wären sie Bastarde einer späteren Generation, so müßte eine überwiegende Mehrzahl der heutigen *Caninae*-Formen einen ganz anderen Chromosomenbestand haben, sie müßten aneuploid sein. Dennoch aber weisen diese F_1 -Formen die Vielgestaltigkeit eines F_2 -Bastardes auf. Zur Erklärung dieses Umstandes nimmt TÄCKHOLM an, daß die heutigen *Caninae* von uralten (tertiären?) Kreuzungen zwischen einigen Arten abstammen, die sich apomiktisch bis heute erhalten haben. Den Formenreichtum erklärt er durch das Auftreten von vegetativen Mutationen, die in den von den alten Bastarden herstammenden Klonen unabhängig voneinander entstanden sind. Die so entstandenen Kleinarten machen im wesentlichen den gegenwärtigen Formenreichtum aus, der durch rezente Kreuzungen — die Rosen sind nämlich ähnlich wie *Thalictrum purpurascens* partiell-apomiktisch — eine geringe Vergrößerung erfährt¹⁾.

Die schwache Stelle dieser Hypothese liegt in der Annahme von Mutationen, die, wie früher erwähnt wurde, WINKLER so scharf abgelehnt hat. Auf die ausführliche Begründung, auf die sich TÄCKHOLM (1923, S. 369) stützt, soll hier nicht eingegangen werden. Es soll nur erwähnt werden, daß sich TÄCKHOLM vorstellt, daß gerade die heterozygotische Natur der im Anschluß an die alten Kreuzungen entstandenen Klonen das Auftreten von Mutationen im Embryo begünstigt²⁾.

Wenn TÄCKHOLM bei der Gattung *Rosa* den uralten primären Kreuzungen mit den nachfolgenden Embryomutationen eine überwiegende Rolle für die Erzeugung der Vielgestaltigkeit zuerkennt, schließt das nicht aus, daß in anderen Fällen die rezenten Kreuzungen wesentlich zu

¹⁾ Eine andere hypothetische Erklärung der Polymorphie der *Caninae* bei BLACKBURN und HARRISON (1921). Sie nehmen an, daß es bei der Kreuzung der ursprünglichen Eltern dem Zufall überlassen blieb, mit welchen Chromosomen des hochchromosomigen Elters sich die 7 Chromosomen des anderen Elters gepaart haben, und daß diese Kombinationsmöglichkeiten den heutigen Formenreichtum bedingten. Einwendungen dagegen bei TÄCKHOLM (1923, S. 348) und SCHIEMANN (1924).

²⁾ OSTENFELD (1921) beschreibt bei dem streng apomiktischen *Hieracium rigidum* (sect. *Archhieracium*) das Auftreten von Mutanten. Er betrachtet die Entstehung dieser „Apogam-Mutanten“ als Nachwirkung vorangegangener Kreuzung. Vgl. auch darüber TÄCKHOLM (1923, S. 362).

dem Reichtum an Kleinarten beitragen. Die Voraussetzung für rezente Kreuzungen ist natürlich nur bei fakultativ apomiktischen Pflanzen gegeben. Eine Gruppe, bei welcher die Entstehung der Polymorphie auf diese Weise angenommen werden kann, ist *Hieracium*, subgen. *Pilosella*. Hier gibt es neben einer großen Zahl fakultativ-apomiktischer normalsexuelle Arten. Von den Kreuzungsversuchen, die OSTENFELD (1910) ausführte, ist nun hier die Kreuzung von *auricula* ♀ (normalsexuell) × *aurantiacum* ♂ von besonderem Interesse. Sie ergab in F₁ eine überraschend bunte Reihe, die verschiedenartige Zwischenformen zwischen den Merkmalen der Eltern zeigte. Diese Zwischenformen erwiesen sich in ihrer apomiktisch erzeugten Nachkommenschaft konstant. Diese Experimente zeigen einerseits, daß mindestens das zur Bestäubung benutzte Exemplar von *Hieracium aurantiacum* ein Bastard ist, daß ferner mittels des Pollens von *aurantiacum* die Befähigung zur Apomixis übertragen wird, und daß schließlich — und dieser Punkt interessiert uns in diesem Zusammenhange — durch rezente Kreuzungen eine Vielgestaltigkeit erzeugt wird, welche in der Nachkommenschaft konstant bleibt.

Obwohl TÄCKHOLM die Beweise dafür erbracht hat, daß die heute lebenden vielgestaltigen apomiktischen Rosen der Sektion *Caninae* größtenteils Klone alter Bastarde sind, wagt er es doch nicht, sich der Ansicht anzuschließen, „daß es gerade die in den Chromosomengarnituren dieser Rosen manifestierenden Bastardierungen sind, die die eigentliche Ursache für die Entstehung der Apomixis sind. Es wäre nämlich nicht undenkbar, daß eine oder beide Stammformen der verschiedenen Kreuzungen Anlage für die Ausbildung von Nuzellarembryonen besessen und sich vielleicht sogar partiell dieser Fortpflanzungsweise bedient haben“. TÄCKHOLM spricht sich an derjenigen Stelle, der das angeführte Zitat entnommen ist, im übrigen über seine Bedenken nicht näher aus, die nach seiner Ansicht einem direkten kausalen Zusammenhang von Bastardierung und dauernder Apomixis entgegenstehen. Er beruft sich nur auf die Kreuzungsexperimente OSTENFELDS, der die Vererbung der Befähigung zu aposporer Fortpflanzung bei Hieracien festgestellt hat, und meint daher, daß vor allem genetische Untersuchungen in die Frage nach der Ursache dauernder Apomixis Licht bringen können.

Gewiß hat TÄCKHOLM mit seinen Bedenken nicht ganz unrecht. Wir müssen überhaupt die Frage stellen, ob es unter sicheren reinen Arten Anzeichen für die Befähigung zur Apomixis gibt. Es könnte ja diese Befähigung vorhanden und durch die sexuelle Fortpflanzung gewissermaßen verdeckt sein, so daß sie erst durch sorgsam durchgeführte Versuche nachzuweisen ist. TÄCKHOLM selbst führt eine diesbezügliche Angabe HURSTS an, der u. a. bei *Rosa gallica*, einer der Stammformen unserer Gartenrosen, nach Kastrierung in jungen Stadien die Ausbildung normaler Früchte und Samen feststellte. Es können also auch Pflanzen, deren Chromosomenbestand keinen Anlaß für die Annahme hybrider Entstehung liefert, apomiktische Samen bilden. Hier kann auch die Beobachtung NISHIMURAS (1922a, 1922b) angeführt werden, daß *Poa pratensis* unter der Einwirkung eines Gallen erzeugenden Insektes zur Ausbildung von Adventivembryonen schreitet. Es dürfte überhaupt die Befähigung zur Adventivembryonie sehr weit verbreitet sein, so daß wir auch für die Rosen annehmen können, daß diese Art der Apomixis schon vor der Bastardierung da war.

Etwas Ähnliches dürfte vielleicht auch für die Ausbildung aposporischer Embryosäcke gelten. Es sei diesbezüglich z. B. die Beobachtung HABERLANDTS erwähnt, daß bei der normalsexuellen *Antennaria dioica* gelegentlich Samenanlagen auftreten, deren Nuzellus degeneriert ist, wo aber dafür in der Chalazagegend große Zellen auftreten, die zum Teil mehrkernig, bisweilen achtkernig werden und sogar einem jungen Embryosacke gleichen können (vgl. S. 467, Abb. 59, Fig. 5). Es liegt nahe, in einem solchen Verhalten die Vorstufe zur habituellen Aposporie zu sehen. Vielleicht ist überhaupt in der ganzen Familie die Fähigkeit, aposporische Embryosäcke bilden zu können, weit verbreitet und es sei in dieser Hinsicht auch auf die Gattung *Aster* und *Artemisia* verwiesen (siehe S. 503 und 508). Unter solchen Umständen ist es sehr wohl möglich, daß auch bei *Hieracium*, Untergattung *Pilosella* die Befähigung zu der bei ihr vorkommenden Art der Apomixis, nämlich Aposporie, schon dagewesen ist, bevor Kreuzung stattgefunden hat, daß also mit anderen Worten diese hier nicht die Ursache der dauernden Apomixis gewesen ist.

Es entsteht natürlich jetzt die Frage, ob nicht auch vielleicht die Parthenogenese schon dagewesen ist, als nach der ERNSTSchen Hypothese die Bastardierung die heutigen parthenogenetischen Pflanzen erzeugt hat. Diese Frage können wir heute nicht entscheiden. Vielleicht gibt es normalsexuelle, sicher homozygotische Pflanzen, die ganz vereinzelt die Reduktionsteilung unterdrückend diploide Embryosäcke erzeugen. Es ist sehr leicht möglich, daß ein Forscher, der in einem bestimmten Falle vollständig normalsexuelles Verhalten erwartet oder gefunden hat, Entwicklungsstadien, die zur Ausbildung vereinzelter diploider Embryosäcke führen würden, vernachlässigt.

Wenn wir das Ergebnis der Erörterungen, die sich im vorhergehenden an die Besprechung der „Bastardierungshypothese“ anschlossen, zusammenfassen, so müssen wir vor allem feststellen, daß gewisse Gruppen apomiktischer Pflanzen, wie die *Caninae* unter den Rosen und die meisten der in Betracht kommenden *Hieracien* wohl sicher Bastarde sind. Für andere erscheint es immerhin wahrscheinlich. Sehr zweifelhaft ist es jedoch, daß die Bastardierung als solche die Apomixis unmittelbar bewirkt hat. Die Anlage zur Apomixis dürfte in vielen Fällen schon vor der Kreuzung vorhanden gewesen sein und diese dürfte eher eine auslösende als eine unmittelbar hervorrufende gewesen sein. Im Falle die normalsexuelle Fortpflanzung durch die Bastardierung gestört ist, kommt eben die Befähigung gewisser Pflanzen zur Apomixis zur Geltung.

Auch ENRST ist vielleicht von dieser Auffassung nicht allzuweit entfernt. Die Einwendungen gegen seine Hypothese klammern sich vielleicht allzu sehr an das Wort Ursache, das auf dem Titelblatte seines Werkes (1918) steht. Die Befähigung zur Agamospermie dürfte im Pflanzenreiche vielleicht eine ähnliche weite Verbreitung haben, wie diejenige zur vegetativen Propagation. Diese ist als Brutzwiebel-, Knollen-, Ausläuferbildung usw. vielfach neben der normalsexuellen Fortpflanzung vorhanden; bei manchen Pflanzen und darunter sicher auch bei zahlreichen Bastarden, ist sie die einzige Fortpflanzungsart, ohne daß wir uns berechtigt sehen, in diesem Falle die Bastardierung als Ursache der vegetativen Propagation zu bezeichnen. Aber zweifellos spielt sie

eine bedeutende Rolle in dem Komplex der Bedingungen, die die Voraussetzung für die dauernde vegetative Fortpflanzung bilden. Ein ähnliches Verhältnis dürfte auch zwischen Parthenogenesis, Apogamie, Adventivembryonie einerseits und Bastardierung andererseits bestehen. Jene kommen wahrscheinlich allenthalben im Pflanzenreiche vor und können neben normalsexueller Fortpflanzung zur Geltung kommen. Bastardierung bedingt es, wenn sie infolge Ausschaltung der normalsexuellen Fortpflanzung allein herrschen. Bastardierung ist dann nicht die Ursache der betreffenden Art apomiktischer Fortpflanzung, aber sie ist eine der Bedingungen, die die Voraussetzung der dauernden Apomixis bilden. Daß in gewissen Fällen ein direkter kausaler Zusammenhang zwischen Bastardierung und Parthenogenesis besteht, ist, wie im früheren (S. 540f.) erörtert wurde, immerhin möglich.

11. Parthenokarpie

Die Erscheinung, daß aus Blüten Früchte ohne Embryonen hervorgehen können, ist seit sehr langer Zeit bekannt. Die samenlosen Früchte hat bereits CAMERARIUS (1694) mit den „ova subventanea, Hypenemia, Zephyria, quae ab avibus foemellis pariuntur vi ipsarum et sola“ (zitiert nach KRONFELD 1890) verglichen. Diese seither durch zahlreiche Beobachtungen als weit verbreitet erkannte Erscheinung kann hier nur insoweit Gegenstand der Erörterung sein, als die Entwicklung des weiblichen Gametophyten und des Ovulums bei der Parthenokarpie eine Rolle spielt. TISCHLER (1913), dem wir die grundlegende Untersuchung über diese Seite der Parthenokarpie verdanken, unterscheidet folgendes Verhalten der Samenanlagen in der Entwicklung der Jungfernbrüchte:

- I. Ein normaler Embryosack wird gebildet
 - a) Die Samenanlagen können auch ohne Befruchtung Endosperm bilden.
 - b) Nur die Sporophyten der Samenanlagen können sich weiter entwickeln.
 - c) Sämtliche Elemente der Samenanlagen degenerieren, zuweilen erst nach Ablauf einiger sonst bei der normalen Fruchtbildung sich einstellender Vorgänge.
- II. Ein normaler Embryosack wird nicht gebildet
 - a) infolge frühzeitigen Eindringens von Parasiten;
 - b) infolge vorzeitigen Sterilwerdens der Ovula;
 - c) infolge der Ausschaltung der zur normalen Entwicklungserregung notwendigen Pollenschläuche.

Dem normalen Verhalten am nächsten steht jedenfalls dasjenige, wo in Samen ohne Embryo Endosperm gebildet wird. Bei *Ficus carica*, die TISCHLER genauer untersucht hat, entsteht dieses bei vollständigem Ausschluß der Befruchtung und überhaupt jedes äußeren Anreizes. In vielen Fällen sterben die Endospermzellen ab, in anderen bilden sie sich zu einem typischen Nährgewebe aus. Bei der Wandbildung zwischen den freien Kernen wird oft eine ungleiche Zahl von Kernen in eine Zelle eingeschlossen. Diese können verschmelzen, es kann aber auch vor der Wandbildung Kernverschmelzung eintreten. Außer diesen auch in

normalen Endospermen vorkommenden Erscheinungen sah TISCHLER auch, daß sich bisweilen die Endosperm Bildung nicht gleichmäßig von der Peripherie gegen die Mitte zu fortsetzt, sondern getrennte Gewebekomplexe, gewissermaßen mehrere Endosperme bilden. Die Eizelle vergrößerte sich, ja in einem Falle erfolgte in ihr sehr lebhafte Kernteilung, aber keine Wandbildung. Im reifen Endosperm konnte Selbstverdauung festgestellt werden. Parthenokarpe Endosperm Bildung hat ferner TISCHLER bei *Ananassa sativa* und zwar bei den javanischen Rassen „*Nanas hedjo*“ und *microcephala* näher beschrieben, sie hörte jedoch in einem Stadium auf, wo das Endosperm aus einem zelligen basalen Teile und einem Wandbelag aus freien Kernen besteht.

Hier wären ferner *Caelebogyne ilicifolia* zu nehmen, wo auch Früchte ohne Adventivembryonen vorkommen, *Dasyllirion acrotrichum* (vgl. S. 520), *Hedyosmum brasiliense* (?) (KRONFELD 1890). Nach KUIJPER (1914) kommt auch bei *Theobroma cacao* Endosperm Bildung ohne Befruchtung vor. „In der Mehrzahl der Fälle beobachtet man an Stelle des Eikernes eine degenerierte Masse. Zu gleicher Zeit vergrößert sich der Nuzellus stark, so daß man den Eindruck bekommt, daß etwas wie Parthenokarpie stattfindet, da ich das Eindringen des Pollenschlauches niemals deutlich beobachten konnte“¹⁾. Diese Beobachtungen über den Kakao, aber auch anderweitige Beobachtungen legen den Gedanken nahe, daß die parthenokarpen Endosperme teilweise den Charakter von „Wundendospermen“ haben, deren Bildung durch Nekrohormone, die aus absterbenden Gewebspartien stammen, ausgelöst wurde. Außer den von HABERLANDT (1921 b) beschriebenen Wundendospermen bei *Hypochaeris radicata* und *Hieracium flagellare* u. a. sind hier auch die Beobachtungen EICHLERS (1906 b) zu nennen, der durch seine Kastrationsversuche an *Tragopogon pratensis* und *orientalis* Endospermentwicklung auslösen konnte. Immerhin wäre es kühn, die Endosperm Bildung in parthenokarpen Früchten durchwegs auf Nekrohormonwirkung zurückzuführen. In diesem Zusammenhang sei auf eine alte Beobachtung HOFMEISTERS (1859, S. 569) an *Asarum europaeum* erinnert, der „in einem Falle deutlich beobachten konnte, daß die (Endosperm-) Zellbildung im Embryosack eintrat, bevor der Pollenschlauch . . . den Scheitel des Embryosacks erreicht hatte“. Eine Beobachtung, die trotz ihres Alters nicht vernachlässigt zu werden verdient, da sie von JACOBSSON-STIASNY (1918, S. 10), wenn auch mit Reserve, bestätigt wird.

Bei *Diospyros virginiana* scheint eine gewisse Variabilität in bezug auf die Endosperm Bildung zu herrschen. So muß man wohl die scheinbar widersprechenden Angaben LONGOS und WOODBURNS auffassen. Verschiedenartiges Verhalten in dieser oder auch in anderer Hinsicht ist vielleicht nirgends so wahrscheinlich wie gerade bei Parthenokarpen, wie wir auch bei anderer Gelegenheit sehen. LONGO (1909) beobachtete, daß in unbefruchteten Samenanlagen der Embryosack zugrunde geht, worauf aber in den Zellen der Mantelschichte, die ihn umgibt, tangentielle Teilungen stattfinden, die zu einem Verschuß des ursprünglich vom Embryosack eingenommenen Raumes führen, so daß dieser für eine oberflächliche Betrachtung mit Endosperm angefüllt erscheint. Nach

¹⁾ Nach dem Autor hat auch Dr. v. FABER Parthenokarpie bei Kakao festgestellt und bei der 1. Versammlung der ostindischen Versuchsstationsbotaniker darüber berichtet.

WOODBURN (1911) kann aber wirkliches Endosperm bei derselben Pflanze gebildet werden. Daß dabei keine Verwechslung mit dem von LONGO beschriebenen Scheinendosperm stattgefunden hat, zeigt die nähere Beschreibung. Dieses echte Endosperm entsteht zur Zeit, da die Zellen des Eiapparates desorganisiert werden, in Form eines nuklearen Wandbelages, und zwar zunächst in der Mikropylarregion, und später findet Zellbildung statt, welche zentripetal fortschreitend den ganzen Embryosack erfüllt. Von Interesse ist, was WOODBURN über die Möglichkeit der Befruchtung sagt: „There is the possibility of the presence of pollen tubes in the upper part of the pistil, or at least outside of the ovule, but developing too late to effect fertilization.“ Unter solchen Umständen können wir in der Endospermbildung ein gutes Beispiel für die Wirkung der Nekrohormone sehen, die vom degenerierten Eiapparat stammen. Wahrscheinlich ist auch das Scheinendosperm, das LONGO gesehen hat, auf dieselbe Ursache zurückzuführen.

Während die früher genannten Rassen von *Ananassa sativa* noch Endosperm ausbilden, zeigen die ebenfalls von TISCHLER untersuchten Kulturrassen aus Ceylon „*Charlotte de Rothschild*“ und *Bracomorensis* niemals Endospermbildung, dafür aber eigentümliche Nuzellarsprossungen. „Einige Zellhöcker glichen ganz den Anfangsstadien junger Embryonen, daneben fanden sich typische Haarbildungen, die dann zu blasenförmig angeschwollenen, Thyllen ähnlichen Gebilden überführen konnten. In letzteren starke Kernvermehrungen (bis 16), im übrigen waren die Zellen plasmaleer.“

Dieses Verhalten ist jedoch sicher weit seltener als dasjenige, bei welchem wohl meist ein normal aussehender Embryosack ausgebildet wird und dann das Ovulum weiter wächst und Samenschalen ausbildet. TISCHLER zählt als solche Beispiele auf: *Datisca cannabina* (vgl. auch WINKLER 1908, S. 394; HIMMELBAUR 1909), *Carica cauliflora* und *Papaya*, Rassen von *Vitis vinifera* und *Pirus communis* und ausnahmsweise *Cucumis sativa*. Hierher gehört ferner auch die von SVENSSON (1925, S. 24) beobachtete Parthenokarpie von *Hydrolea spinosa*, wo in den stark vergrößerten Samenanlagen hypertrophierte und von auffallend großen, aber sehr plasmaarmen Mantelschichten umgebene Embryosäcke auftreten. Weder Embryonen, noch Endosperm war gebildet worden und in späteren Stadien trat Degeneration des Eiapparates und des sekundären Embryosackkernes ein. Ein recht ähnliches Verhalten wurde von PALM und RUTGERS (1917) bei *Aucuba japonica* beschrieben.

Zu derjenigen Gruppe nach TISCHLER, wo Embryosäcke ausgebildet werden, später aber sämtliche Teile der Samenanlage — wenigstens meistens — degenerieren, „zuweilen erst nach Ablauf einiger sonst wie bei der normalen Fruchtbildung sich einstellender Vorgänge“, gehören *Musa sapientum*, *Muehlenbeckia platyclados*, *Pirus malus*, manche Rassen von *Pirus communis* und *Vitis vinifera*, *Prunus cerasus*, *padus* und Verwandte, *Ribes grossularia*, *Cucumis sativa*, *Schinus molle*, *Diospyros kaki*, *Papaver somniferum*, *Olea europaea* u. a. Die Bananen bilden vielfach Embryosäcke aus. Bei der Rasse „*Radjah Siam*“ ist nach TISCHLER (1913) auch normale Befruchtung und Endospermbildung möglich. Bei anderen Formen wie „*Radjah Sereh*“ und „*Njonja Bali*“ konnten achtkernige Embryosäcke ausgebildet werden, meist traten Störungen ein, die schon im Stadium der Embryosackmutterzelle statt-

finden konnten. Die von D'AGREMOND (1912, 1915) untersuchten EBBananen „Gros-Michel“ und „Appelbacove“ zeigen etwas verschiedenes Verhalten. Die erstere Sorte bildet niemals normale Embryosäcke aus, wogegen bei „Appelbacove“ wenigstens vereinzelt acht-kernige Embryosäcke zustande kommen. Bei beiden finden abnorme Tetradenbildungen statt, bei welchen überzählige Kerne und Zellen entstehen, und hier und da waren auch Pseudoamitosen des Kernes der Embryosackmutterzelle zu finden. Im übrigen kann die Degeneration in verschieden weit vorgeschrittenen Entwicklungszuständen stattfinden. Die Samenanlagen wuchsen auch in denjenigen Fällen, wo der Embryosack degeneriert war, erst einige Zeit weiter und erst später verkümmerten sie vollständig und starben ab. So wie Gros-Michel verhalten sich auch die von TISCHLER (1913) untersuchte ceylonische Rasse „Puwalu“ und die ostafrikanische „Kipanyi“, bei welchen überhaupt kein normaler Embryosack festgestellt werden konnte.

Den Übergang zu derjenigen Hauptgruppe der Parthenokarpen, bei welchen überhaupt keine normalen Embryosäcke ausgebildet werden, kann die von TÄCKHOLM (1915) untersuchte *Fuchsia* „*Marinka*“ bilden, insofern als hier wenigstens in manchen Fällen normale Embryosäcke nach dem für die Familie charakteristischen *Oenothera*-Typus entstehen können, im übrigen aber die größte Mannigfaltigkeit durch Degeneration und Abnormität hervorgerufen wird. Vielfach kommen hier schon in jungen Samenanlagen auffallende Unregelmäßigkeiten vor. Der Nuzellus derselben enthält Zellen von abnormaler Größe, die große, oft unregelmäßig gestaltete Kerne mit großen Nukleolen enthalten. Die Zellen waren mitunter auch zweikernig und vielfach war die Abgrenzung von Sporophyten- und hypertrophischem Gametophytengewebe schwierig. Spätere Stadien zeigten vielfach Entwicklungszustände des Embryosackes, die bald früher, bald später eintretende Hemmung erfuhren. Degeneration kann z. B. im Dyaden-, im Tetradenstadium oder auch später stattfinden. Öfters geht mit der durch Degeneration hervorgerufenen Sterilität ein auffallender Reichtum an Plasma und Hypertrophie der Kerne einher. In jüngeren Embryosäcken traten bisweilen Kerne von ungleicher Größe auf, was auf gestörten Ablauf der Mitosen hinweist. Auch machen manche Embryosäcke, die durch Vereinigung mehrerer Makrosporen entstanden sind, den Eindruck, daß sie entwicklungsunfähig sind¹⁾. Die Einverleibung der unteren Tetraden in den Embryosack ist eine häufige Abnormität; sie kann mehr oder weniger vollständig sein. Manchmal treten unter dem Embryosacke lange erhaltenbleibende Tetradenzellen auf, die auch eine Kernvermehrung zeigen, ja bis zu vierkernigen Embryo-

¹⁾ Hier mögen auch einige Unregelmäßigkeiten angeführt werden, die TÄCKHOLM bei anderen *Fuchsia*-Arten und Formen beschreibt. Bei *F. „Diadem“* sind die Wände der Tetraden auffallend dick, oft auch bei *F. coccinea*. Bei ersterer kommen auch dreizellige Tetraden und solche mit abnormaler Anordnung der Zellen vor. Ferner setzen bei verschiedenen Arten mehr als eine Makrospore ihre Entwicklung fort, wobei sie sich an den Embryosack, der aus der geförderten Tetrade entsteht, innig anschließen. Zwischen zwei Embryosäcken oder zwischen dem Embryosacke und den sich anschließenden Makrosporen können die Wände ganz oder teilweise aufgelöst werden; erstens ist bei *F. procumbens*, letzteres bei „*Emile de Wildeman*“ beobachtet. Bei *F. procumbens* auch verkehrte Polarität des Embryosackes, ein fünfkerniger Embryosack, ein Eiapparat aus drei Synergiden beobachtet. Bei *F. coccinea* trat ein Embryosack auf, in welchem alle drei Zellen des Eiapparates zweikernig geworden waren.

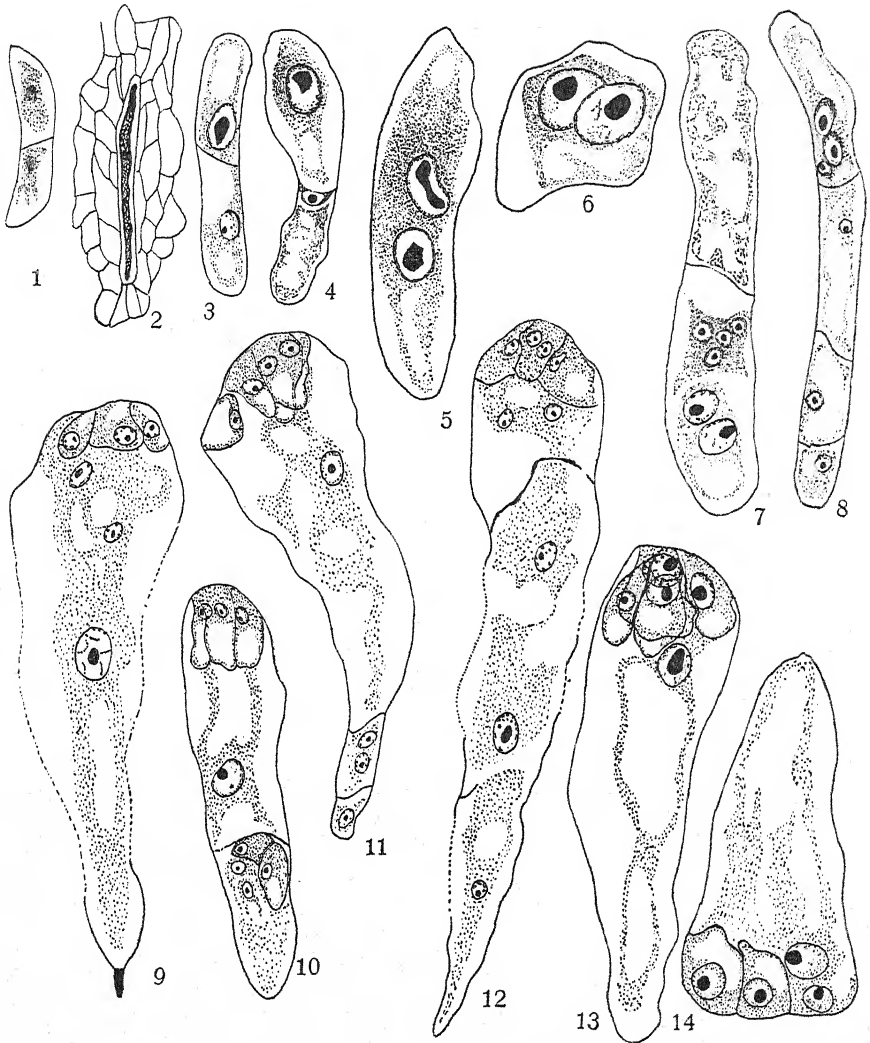


Abb. 67. Degenerationerscheinungen und Abnormitäten in der Entwicklung des weiblichen Gametophyten einer parthenokarpen *Fuchsia* (*F. „Marinka“*). Fig. 1. Beide Dyadenzellen degenerierend. — Fig. 2. Degeneration der Embryosackmutterzelle. — Fig. 3. Kern der oberen Dyade hypertrophierend. — Fig. 4. Der Kern der obersten Tetradenzelle hypertrophierend. — Fig. 5, 6. Junge Embryosäcke mit dichtem Zytoplasma und hypertrophierenden Kernen. — Fig. 7. Die Wand zwischen den unteren Tetraden aufgelöst; in der obersten nur degeneriertes Zytoplasma. — Fig. 8. Sämtliche Tetradenzellen auswachsend, die obere mit großen Kernen. — Fig. 9. Embryosack entstanden durch die Vereinigung zweier Makrosporen; die fünf obersten Kerne stammen von der obersten, der untere große Kern von der darunterliegenden Makrospore. — Fig. 10. Zwei vierkernige Embryosäcke übereinander, der untere unregelmäßig. — Fig. 11. Fünfkerniger Embryosack, darunter noch erhaltene Makrosporen. — Fig. 12. Sämtliche Makrosporen ausgewachsen, die oberste hat einen sechskernigen Embryosack erzeugt; in einer Zelle des Eiapparates zwei Kerne; die Scheidewände zwischen den Makrosporen ganz oder zum Teil aufgelöst. — Fig. 13. Embryosack mit vierzelligem Eiapparat. — Fig. 14. Embryosack mit umgekehrter Polarität. — Nach TACKHOLM. — Vergr.: Fig. 1, 3—8, 13, 14 470 fach, Fig. 2 270 fach, Fig. 10—12 320 fach.

säcken auswachsen können. In anderen Fällen waren die Wände zwischen den Tetraden zum Teil oder ganz aufgelöst und schließlich konnten die Protoplasten vollständig verschmolzen sein. Eine andere Besonderheit war die Vermehrung der Kerne, die bisweilen ganz auffallend war. Es wurden z. B. sieben Kerne in der Gegend des Eiapparates und ein Polkern gefunden, was allerdings auch durch die Verschmelzung zweier Embryosäcke zustande kommen kann (vgl. im übrigen Abb. 67).

Für die zweite von TISCHLER unterschiedene Hauptgruppe der parthenokarpen Pflanzen, die alle diejenigen umfaßt, bei denen normale Embryosäcke überhaupt nicht gebildet werden, seien hier einige wenige Beispiele angeführt, bei denen keine nähere Ursache bekannt ist, welche die Unterdrückung des Gametophyten erklären könnte. PALM (1914) sah in Köpfchen von *Solidago serotina*, wo die meisten Samenanlagen Embryosäcke mit mehrzelligen Embryonen enthielten, ab und zu Embryosäcke, die nur einen einzigen großen Kern enthielten. Diese waren wahrscheinlich aus der untersten Makrospore entstanden, die sich aus unbekannten Ursachen nicht weiter entwickelte, wogegen Nuzellus, Integument sowie die übrigen Teile des Fruchtknotens weitergewachsen waren. Ausführlichere Beobachtungen bringt LONGO (1914) über die Parthenokarpie an einer weißfrüchtigen Form von *Crataegus Azarolus*. Bei dieser traten neben normalen Blüten, welche Endosperm und Embryonen ausbildeten, auch solche auf, in denen weder ein vollständig ausgebildeter Embryosack noch ein in Bildung begriffener zu finden war. In solchen sterilen Samenanlagen fanden sich merkwürdige Bildungen: „Degli elementi stretti, ramificati o almeno bitorzolati, proveniente, pare, dalla parte superiore della nucella, penetravano, invadendolo, nel resto della nucella non solo, ma fuoriscivano dal micropilo nella cavità ovarica dirigendosi alla placenta a somiglianza di austori.“

Für die Beurteilung der Stellung der Parthenokarpie und der hypothetischen Entstehung derselben wichtig ist vor allem die Kenntnis der Entwicklung der Makrosporen und Mikrosporen. Leider liegen uns diesbezüglich bei weitem nicht so viele und insbesondere so vollständige Untersuchungen vor wie für eine ganze Anzahl parthenogenetischer Pflanzen. Immerhin gibt es eine Anzahl Untersuchungen, die über gestörte Pollenentwicklung parthenokarper Pflanzen handeln. Bei *Solanum muricatum* äußert sich diese Störung nach NANETTI (1912) nur in einer krankhaften Verminderung des Zytoplasmas. Meistens aber liegen Störungen in der Meiosis der Pollenmutterzellen vor.

In dieser Hinsicht muß zunächst die Darstellung der Pollenentwicklung von *Musa sapientum* bei TISCHLER (1910) und D'ANGREMOND (1912, 1915; vgl. auch die ausführliche Erörterung bei ERNST 1918, S. 406—431) genannt werden. Die Störungen äußern sich bei sterilen Formen darin, daß bei der heterotypischen sowohl, als auch bei der homöotypischen Teilung Chromosomen zurückbleiben und Sonderkerne ausbilden. Die Folge davon ist die Ausbildung überzähliger Tetradenzellen und ungleich großer Pollenkörner oder auch eine frühzeitige Degeneration des Pollens, wie sie D'ANGREMOND (1915) bei der Rasse „Appelbacove“ gefunden hat. Mit diesen Störungen der Meiosis kann auch Plasmaarmut verbunden sein.

Namentlich diese Verhältnisse bei *Musa sapientum* benutzt ERNST (1918) dazu, die Berechtigung der Frage zu begründen, ob bei *Musa* und

auch bei anderen parthenokarpen Pflanzen die Störungen in der Meiosis und in der sonstigen Entwicklung des männlichen und des weiblichen Gametophyten und die Parthenokarpie auf eine gemeinsame Ursache und zwar auf Bastardierung zurückzuführen seien. Die Voraussetzungen für eine solche Hypothese sind insofern gegeben, als einerseits autonome Parthenokarpie bei Kulturbananen in bestimmten Fällen durch die Experimente D'ANGREMONDS (1912, 1915) bestimmt nachgewiesen ist, während samenbildende Arten wie *Musa „basjoo“* und *M. ornata chittayong* zur Fruchtbildung der Befruchtung bedürfen, andererseits dafür, daß die kultivierten tatsächlich Bastarde sind, eine hohe Wahrscheinlichkeit besteht. Für die Bastardnatur haben sich D'ANGREMOND (1915), ERNST (1918) und andere ausgesprochen und TISCHLER, der in seiner im Jahre 1910 veröffentlichten Arbeit die Entstehung der Bananen durch Kreuzung trotz der von ihm festgestellten, teilweise sehr weitgehenden Pollensterilität als unwahrscheinlich bezeichnet hat, schließt sich dieser Ansicht an, wie aus seiner allgemeinen Pflanzenkaryologie (1921/22, S. 431, Fußnote 4) hervorgeht. Damit ist natürlich nicht bewiesen, daß die Parthenokarpie eine Folge der Bastardierung sei, und auch ERNST sieht die Bestätigung seiner Hypothese in Versuchen, wie sie schon D'ANGREMOND (1915) vorschwebten, die feststellen sollten, „ob nicht durch einmalige oder fortgesetzte Kreuzung fertiler Arten eine sterile Banane hervorzubringen wäre“. Ein positives Ergebnis eines solchen Versuches ist natürlich nur dann beweiskräftig im Sinne der Bastardhypothese, wenn einwandfrei festgestellt ist, daß den Eltern die Fähigkeit zur autonomen Parthenokarpie vollkommen abgeht.

Die wenigen Jahre, die seit der Aufstellung von ERNSTS Bastardierungshypothese zur Erklärung der Parthenokarpie verfließen sind, haben bisher sehr wenig neues Material zur Klärung beigebracht. Es ist da nur die Untersuchung HEILBORNS (1921b) zu nennen, welche Angaben über die Pollenentwicklung zweier Rassen von *Ananassa sativa* bringt. Die eine „Tenguel“ zeigte völlig normale Reduktionsteilung, die andere „Baños“ erwies sich durch ihre Pollenentwicklung deutlich als Bastard. Aber beide waren in gleicher Weise parthenokarp, so daß der Verfasser zu dem Ergebnisse kommt, daß mindestens bei *Ananassa* kein Zusammenhang zwischen Parthenokarpie und Bastardierung besteht. Natürlich kann eingewendet werden, daß der normale Ablauf der Reduktionsteilungen bei „Tenguel“ nicht unbedingt die Reinrassigkeit beweist.

Aber selbst wenn wir nachweisen könnten, daß zahlreiche parthenokarpe Pflanzen Bastarde sind, braucht doch nicht Bastardierung die Ursache der Parthenokarpie zu sein. Es ist ganz gut möglich, daß diese eine weitverbreitete Fähigkeit ist, ja geradezu wahrscheinlich, wenn wir an das gelegentliche Vorkommen von tauben Samen und samenlosen Früchten denken, dem verschiedene Forscher begegnet sind. Bastardierung dürfte insofern eine wichtige Rolle bei der Entstehung habitueller Parthenokarpie spielen, als sie die Sterilität bewirkt.

G. Die Phylogenie des Gametophyten der Angiospermen

Die Grundlage für jede morphologische Erörterung des Embryosackes der Angiospermen ebenso wie des Pollenkornes und des Pollenschlauches bildet die von HOFMEISTER begründete Lehre von dem allen Cormophyten gemeinsamen Generationswechsel, eine Lehre, die später durch die Entdeckung des Kernphasenwechsels ergänzt und vertieft wurde. Die Pollenmutterzelle und die Embryosackmutterzelle sind der Ausgang für eine haploide Generation, welche in der Stammesgeschichte der Cormophyten immer mehr reduziert worden ist. Der weibliche Gametophyt, dessen Entwicklungsweg sich von dem des männlichen trennte, zeigte außerdem im Verlaufe der Phylogenie immer mehr die Tendenz, sein Leben in inniger Verbindung mit dem Sporophyten, der ihn erzeugt hat, zu verbringen, während der männliche Gametophyt frei und verbreitungsfähig wird. Die Erkenntnis dieser Verschiedenheit deutet auf die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit hin, daß der Inhalt des Pollenkornes und des Embryosackes, wenn auch beide als ganzes genommen einander entsprechen, doch im einzelnen nichts Vergleichbares aufweisen dürften.

Wenn wir nun im folgenden darangehen, die Morphologie der beiden Gametophyten vergleichend und im Zusammenhang mit den homologen Bildungen der übrigen Cormophyten, insbesondere der Gymnospermen zu besprechen, stehen wir vor dem Hindernis, daß dies im Rahmen eines sich auf die Angiospermen beschränkenden Bandes nicht erschöpfend geschehen kann. Unter solchen Umständen müssen sich die folgenden Ausführungen darauf beschränken, die in der Literatur vorliegenden Ansichten im wesentlichen referierend wiederzugeben und nur soweit Stellung zu nehmen, als es vom Standpunkte der Angiospermen aus möglich ist.

Die Ausgestaltung des männlichen Gametophyten der Angiospermen mit den entsprechenden Bildungen der übrigen Cormophyten in Beziehung zu setzen, ist deshalb schwierig, weil das Pollenkorn der Angiospermen eine außerordentlich reduzierte Bildung ist. Die männlichen Gametophyten von heterosporen Farnen und z. T. auch von Gymnospermen enthalten eine ganze Anzahl verschiedener Elemente (vgl. darüber WETTSTEIN 1924, S. 266 ff.): es entstehen zunächst eine Anzahl steriler Prothalliumzellen, von denen eine wandständige, kleine Rhizoidzelle abgibt; dann werden fertile Prothalliumzellen gebildet, die zu Antheridien werden; die Bildung der letzteren wird dadurch eingeleitet, daß sich eine Prothalliumzelle in eine Wandzelle und Spermatozoidmutterzelle teilt; schließlich wird eine terminale Prothalliumzelle gebildet, die kein Antheridium ausbildet. STRASBURGER (1884a) und diejenigen seiner Schüler, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, sind nun der Ansicht, daß im Pollenkorn der Angiospermen nur ein einziges Antheridium gebildet wird und das Prothallium völlig unterdrückt ist. Ganz im Sinne dieser Auffassung sieht auch BELAJEFF (1898) die generative Zelle des Pollenkorns als eine einer

Spermatozoidmutterzelle der heterosporen Pteridophyten vergleichbare Zelle an, während die vegetative Zelle einer Wandzelle entspricht. WETTSTEIN (1924, S. 268) betrachtet dagegen die vegetative Zelle des Angiospermenpollens als eine Prothalliumzelle und zwar als ein Homologon der terminalen Prothalliumzelle des männlichen Gametophyten etwa von *Marsilia*. Der Übergang zwischen dieser und den Angiospermen wird durch die Gymnospermen vermittelt, von welchen *Ephedra* den Angiospermen schon sehr nahesteht, indem es noch einen als Wandzelle zu deutenden Kern enthält.

Diese Ableitung des männlichen Gametophyten der Angiospermen steht mit einigen charakteristischen Erscheinungen, die am Pollenkorne auffallen, zweifellos im Einklang. Sie erklärt zunächst den bipolaren Bau, der in der Teilung der Mikrospore in eine kleine generative und große vegetative Zelle zum Ausdruck kommt. Die basalen Prothalliumzellen und die Rhizoidzellen, die bei den heterosporen Farnen und z. T. auch bei den Gymnospermen als Reste einer ursprünglichen terrestrischen Lebensweise erhalten waren, sind bei den Angiospermen gänzlich in Wegfall gekommen, ebenso die Wandzellen des einzigen Antheridiums. Dieses ist selbst auch noch insofern reduziert, als es sich auf die Bildung zweier Kerne beschränkt, eine Reduktion, die schon bei den Gymnospermen vollzogen wurde. Beibehalten wurde nur eine terminale Prothalliumzelle, die dadurch besondere Bedeutung erlangt hat, daß sie den Pollenschlauch erzeugt.

Dieser ist bei den Cycadeen bereits vorhanden, ohne daß er jedoch eine wesentliche Rolle beim Befruchtungsvorgange spielen würde. „Chez les Zamies, quand le grain de pollen germe au sommet du nucelle dans la chambre pollinique, la grande cellule apicale s'allonge aussi tout d'abord en un tube, qui s'enfonce dans le nucelle. Mais, ce tube devie latéralement et contenue de croître . . . à une petite distance . . . sans se rapprocher des archégonés. Puis l'extrémité basilaire de tube . . . se recourbe vers le base, s'enfonce verticalement dans le nucelle et y descend jusqu'à une petite distance du col d'archégone, se rompant alors pour mettre en liberté ses deux antherozoides . . .“ Vielleicht vermutet VAN TIEGHEM (1897), der mit diesen Worten das Verhalten des Cycadeenpollens dem Angiospermenpollen gegenüberstellt, dasselbe, was WETTSTEIN (1906) klar ausgesprochen hat, nämlich, daß der Befestigungsschlauch, den das Pollenkorn der *Cycadinae* und *Ginkgoinae* in die Wand der Pollenkammer treibt, den phylogenetischen Ursprung des Pollenschlauches darstellt, der bei den siphonogamen Anthophyten den Transport der Spermazellen oder Spermakerne übernimmt.

Im Gegensatz zum männlichen Gametophyten ist der weibliche bei den Angiospermen Gegenstand vielfacher und zum Teil sehr weit auseinandergehender morphologischer Deutung geworden. Dies mag wohl damit zusammenhängen, daß der Embryosack der Angiospermen aus einer größeren Zahl meist sehr deutlich differenzierter Elemente besteht. Ferner müssen wir berücksichtigen, daß die Befruchtung einige auffallende Veränderungen bedingt, die bei einer Erklärung mitberücksichtigt werden müssen.

So verschieden alle Deutungen des Embryosackes sind¹⁾, so stimmen sie doch alle darin überein, daß dieser als eine gegenüber dem weiblichen Prothallium der heterosporen Pteridophyten und Gymnospermen sehr reduzierte Bildung aufzufassen ist. Zweifellos hängt diese Reduktion damit zusammen, daß der Embryosack der Angiospermen völlig zu einem Organ des Sporophyten geworden ist und die mit der selbständigen Lebensweise verknüpfte Organisation eingebüßt hat.

Es ist früher gezeigt worden, daß wir im Normaltypus die phylogenetisch älteste, derzeit bekannte Form des weiblichen Gametophyten der Angiospermen zu sehen haben (vgl. S. 244 ff.). Die Gründe, die zu dieser Auffassung zwingen, sind kurz folgende: Der nach dem Normaltypus sich bildende Embryosack entsteht aus einer Makrosporenzelle; alle Embryosäcke, deren Bildung mit dem Vorgang der Sporenbildung kombiniert ist, erscheinen demgegenüber als abgeleitet. Er entsteht durch fünf Teilungsschritte (von der Makrosporenmutterzelle an gerechnet). Insbesondere spricht aber seine Verbreitung im System für seine verhältnismäßig primitive Stellung. Der Normaltypus des Angiospermenembryosackes ist ohne Zweifel dasjenige Merkmal, welches am eindringlichsten nahelegt, die monophyletische Entstehung der Angiospermen anzunehmen. Alle anderen Embryosacktypen sind als sekundär und reduziert anzusehen und zwar kommt in dieser Reduktion eine unter den Angiospermen im allgemeinen einsetzende Tendenz zum Ausdruck. Die Richtigkeit dieser Anschauung wird dadurch bestätigt, daß die Reduktion erstens in verschiedenen Zweigen des Angiospermenstammes selbständig aufgetreten ist, und zweitens dadurch, daß der Reduktionsvorgang, der zur Bildung der abgeleiteten Embryosacktypen geführt hat, ganz verschiedene Wege eingeschlagen hat. Die Verschiedenheit dieser Wege mag durch folgende Hinweise beleuchtet werden:

1. Ein ursprüngliches Verhalten in der Entwicklung des Embryosackes ist darin zu sehen, daß eine Makrosporenzelle zur Initiale des Embryosackes wird, und es ist in diesem Falle die Sporenbildung klar von der Embryosackbildung geschieden. Eine Verkürzung der Entwicklung kann nun dadurch zustandekommen, daß schon eine der bei der heterotypischen Teilung gebildeten Dyaden oder bereits die Embryosackmutterzelle zur Embryosackinitiale wird.

2. Der ursprünglichste Embryosacktypus, den wir kennen, der Normaltypus, ist durch den Besitz zweier Vierergruppen charakterisiert. Eine Verkürzung der Entwicklung und eine Vereinfachung des Baues kann nun dadurch zustande kommen, daß eine Vierergruppe, naturgemäß die chalazale, rückgebildet wird und schließlich verschwindet.

3. Die beiden unter 1 und 2 genannten Erscheinungen können sich in der mannigfachsten Weise kombinieren.

4. Als noch weiter vorgeschrittene Form der Reduktion ist die Erscheinung aufzufassen, daß auch die Entwicklung und der Bau der mikropylaren Vierergruppe in die Reduktion einbezogen wird.

5. Als eine eigentümliche Weiterbildung haben wir die verschiedenartigen 16-kernigen Embryosäcke aufzufassen, die stets die Embryosack-

¹⁾ Reichliche Literaturangaben über die damit in Zusammenhang stehenden Fragen bei STRASBURGER (1900 a), PORSCHE (1907 b), SARGANT (1900), STEPHENS (1910 b).

mutterzelle zur Initiale haben. Sie zeigen meist eine Zusammensetzung, die es nahe legt, sie als eine Vereinigung von vier einfachen reduzierten Embryosäcken aufzufassen und sind daher auch so wie die anderen abgeleiteten Typen als eine Weiterentwicklung im Sinne einer Reduktion aufzufassen (vgl. S. 251). Die 16-kernigen Embryosäcke sind in verschiedenen Abteilungen des Systems selbständig entstanden, wie dies auch ihre verschiedenartige Organisation beweist. Daß gewisse Einflüsse trophischer Art, wie JACOBSSON-STIASNY (1916) vermutet, bei ihrer Entstehung eine Rolle gespielt haben, ist nicht von der Hand zu weisen.

Alle diese Wege, auf denen die abgeleiteten Embryosacktypen entstehen, weisen — so verschieden sie sind — in dieselbe Richtung: auf einen Abbau der geschlechtlichen Generation, auf die schließliche Aufhebung des Generationswechsels (PACE 1907, SAMUELS 1912, DAHLGREN 1915c, CLAUSSEN 1919 u. a.). „Diese Reduktion wird fortgesetzt bis zum einfachsten, überhaupt möglichen Fall (*Plumbagella*). Es ist sehr beachtenswert, daß mit letzterem die Pflanze schließlich denselben Modus der Geschlechtszellenbildung erreicht, den die Metazoen unter den Tieren aufweisen“ (WETTSTEIN 1924, S. 424).

Wenn wir uns nun nach dieser Wertung der verschiedenen Typen des weiblichen Gametophyten den mannigfachen morphologischen Vergleichen zuwenden, welche die Autoren zu begründen suchen, können wir von solchen Anschauungen ganz absehen, wie sie VESQUE (1878, 1879; vgl. darüber S. 179) und MANN (1891, 1893) vertreten haben. Der erstere faßte den Angiospermenembryosack als ein aus mehreren Tetradenzellen vereinigt Gebilde auf. Nach MANN soll er — und ähnliche Ansichten finden wir auch bei WARD (1880a, 1880b; vgl. darüber S. 566f.) — aus zwei Prothallien hervorgehen, von denen das mikropylare aus vier weiblichen Sexualzellen bestehen soll, während das chalazale drei vegetative Zellen und eine männliche Sexualzelle enthalten soll. Nach dieser einseitig der Erklärung der Polkernverschmelzung angepaßten Anschauung wäre das Endosperm natürlich ein Embryo, welcher modifiziert und zu einem Speicherorgan umgewandelt würde. Eine ähnliche Deutung des Endosperms — lange vor der Entdeckung der doppelten Befruchtung vertreten — findet sich auch bei LE MONNIER (1887). In diesem Zusammenhang möge auch erwähnt werden, daß MAC MILLAN (1893) eine andere Methode benutzte, um seine Ansicht zu begründen, daß die Polkernverschmelzung ein Sexualakt und das Endosperm daher ein Sporophyt sei. Er fand nämlich, daß sich bei *Narcissus poeticus*, *Portulaca oleracea* und *Cucurbita pepo* der obere Polkern wie ein Spermakern aus dem Pollenschlauch derselben Art, der untere wie ein Eikern färbt.

Die Homologisierungsversuche derjenigen Autoren, welche auf dem Boden der Lehre stehen, daß der Embryosack der Angiospermen einem aus einer Makrospore hervorgehenden weiblichen Prothallium entspricht, sind im allgemeinen bestrebt, den Embryosack der Angiospermen aus dem der Gymnospermen oder bestimmter Gymnospermen heraus verständlich zu machen. Im übrigen aber variieren sie nach drei verschiedenen Richtungen. Manche Forscher sehen in jeder Zelle des Eiapparates für sich eine Einheit und trachten für jede dieser ein Homologon in bestimmten Bestandteilen des Gymnospermenprothalliums

zu finden. Andere fassen wieder den Eiapparat als eine Einheit höherer Ordnung auf und verneinen für diese im Archegonium den phylogenetischen Ausgangspunkt zu sehen. Die Auffassung der übrigen Bestandteile des Embryosackes kann im übrigen bei beiden sehr verschiedenartig sein. Eine dritte Richtung erkennt wohl die Homologie des Angiospermen-Embryosackes und des Gymnospermen-Prothalliums im ganzen genommen an, lehnt es aber vorläufig oder grundsätzlich ab, zwischen den Bestandteilen dieser Gametophyten im einzelnen eine Gleichsetzung vorzunehmen.

Wenden wir uns zunächst dieser dritten Richtung zu, so erscheint sie uns z. B. bei COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 93) vertreten: „Whether they (nämlich die Zellen des Eiapparates) represent three archegonia or the egg and canal cells of one archegonium seems to be pressing morphology to an absurdity. The lack of any compact tissue precludes the formation of an archegonium and hence free cells organize as eggs. There seems to be no need to relate them to archegonia, but merely to regard them as eggs produced by a gametophyte that can not form archegonia. If a rigid morphology is to be applied, it may be said that these eggs appear earlier in the history of the gametophyte than is possible for archegonia, which are relatively late structures.“

In ähnlichem Sinne hat sich in neuerer Zeit MAGNUS (1913) geäußert. Im Anschluß an eine Besprechung von PORSCHS Archegontheorie sagt er (1913, S. 329): „Ich glaube, der einzig mögliche Standpunkt für die Homologisierung des Embryosackes ist der, den PORSCH selbst bei der Deutung des Endosperms einnimmt: „In dem Endosperm“, sagt er, „gegenwärtig noch den Charakter eines Embryos zu finden, ist phylogenetisch ebenso vergeblich, als in dem historisch wohl sicher einem Phylloem entsprechenden Kronblatte der Angiospermen Blattscheide, Blattstiel und Blattfläche hineindeuten zu wollen. Beide Bildungen sind eben, obwohl phylogenetisch gleicher Herkunft, im Detail gegenwärtig nicht mehr vergleichbar.“ In gleicher Weise scheint die Homologisierung der beiden Vierergruppen mit Archegonien „to be pressing morphology to an absurdity“.

Dieser Standpunkt, daß der Embryosack der Angiospermen eine so vereinfachte Bildung sei, daß es keinen Sinn hat, im einzelnen nach einer Homologisierung seiner Elemente zu forschen, ist schwer angreifbar, bedeutet aber vielleicht doch nur einen allzufrühen Verzicht auf eine Erklärung, wie der Angiospermenembryosack entstanden ist.

Grundsätzlich gerechtfertigt ist dieser Verzicht nur dann, wenn man annimmt, daß sämtliche Elemente des Embryosackes ursprünglich gleichwertig waren und ihre Differenzierung nicht von irgendwelchen Vorfahren der Angiospermen übernommen, sondern jungen Alters, auf der Angiospermenstufe entstanden sind. Nur wenn man diesen Standpunkt einnimmt, hat es keinen Sinn nach Homologien zu suchen. Nimmt man ihn aber nicht ein, so sagt man damit, die Ausgestaltung des Angiospermenembryosackes ist aus dem Prothallium irgendwelcher Vorfahren hervorgegangen, und ist daher berechtigt, den Weg, den die Geschichte dieses Organes zurückgelegt hat, zu suchen.

Der Gedanke, daß die Elemente des Embryosackes ursprünglich gleichwertig und ihre Differenzierung nur eine sekundäre oder durch ihre Lage im Embryosacke bestimmt sei, wurde wiederholt geäußert.

Es sei hier diesbezüglich nur an DANGEARD (1900) erinnert, der in dem Embryosack ein Gametangium und in sämtlichen Zellen und Kernen desselben Gameten erblickt. Von diesen entwickelt sich nach diesem Autor nur eine, die befruchtete Eizelle weiter, während die anderen mehr oder weniger rasch verschwinden. Die durch die Ernährung begünstigten Antipoden können sich sogar vermehren und diese z. B. bei den Compositae vorkommende Erscheinung faßt DANGEARD ganz folgerichtig, jedoch kaum überzeugend, als Parthenogenese auf. Die Polkerne („mésodes“, wie er sie nennt) vereinigen durch Verschmelzung ihre Entwicklungsenergie (nach ihm ein Fall von „adelphophagie“), die auch noch durch das Hinzutreten eines männlichen Gameten erhöht wird („adelphophagie compliquée de fécondation ordinaire“!). Konsequenter ist es, wenn DANGEARD das Endosperm der Angiospermen als einen abnormen Sporophyten betrachtet.

Für die Beurteilung dieser oder einer ähnlichen Auffassung wäre es nun sehr wertvoll, wenn sich aus Erscheinungen der Ontogenie der Angiospermen Gründe schöpfen ließen, welche die Auffassung von der ursprünglichen Gleichwertigkeit der Kerne des Embryosackes stützen könnten.

Das Gesamtbild, das die Ontogenie des Embryosackes und seine Ausgestaltung bietet, weist nun ganz sicher keine Züge auf, die für die Annahme einer ursprünglichen Gleichwertigkeit seiner Elemente sprechen. Wir haben im Gegenteil den Eindruck, daß die Ontogenie nach ganz festen Gesetzen abläuft, wenn wir wenigstens den Normaltypus als den ursprünglichsten aller Typen ins Auge fassen. Der primäre Kern des Embryosackes liefert zwei Tochterkerne, die an die Enden desselben rücken, wobei zumeist eine Vakuole zwischen ihnen entsteht. Die vier Kerne, die sowohl aus dem primären mikropylaren als auch aus dem primären chalazalen Kerne hervorgehen, zeigen bestimmt gerichtete Teilungen und erzeugen Elemente ganz bestimmter Funktion. Ihre Stellung wird durch ihre Abstammung vom mikropylaren und chalazalen Kerne unwiderruflich festgelegt. Nicht der Ort, wo die Kerne zufällig liegen, sondern ihre Ontogenie bestimmt ihre Verwendung. Sprechen diese Tatsachen der normalen Entwicklung dafür, daß die Kerne des Embryosackes ursprünglich gleichwertig waren? Doch wohl kaum, oder wenn wir dies dennoch glaubten, so müßten wir annehmen, daß der ganze festgefügte Ablauf der Ontogenie exomorph bestimmt sei. Dann aber müßten die mannigfaltigen Raumverhältnisse, in denen sich der weibliche Gametophyt der Angiospermen entwickelt, einen viel stärkeren Einfluß ausüben, als wir tatsächlich beobachten können.

Wenn also nicht der normale Ablauf der Ontogenie die Hypothese von der ursprünglichen Gleichwertigkeit der Elemente des Embryosackes stützt, kommen aber vielleicht gewisse Ausnahmeerscheinungen als Instanzen zugunsten dieser Anschauung in Betracht. Es könnten vielleicht solche Embryosäcke wie sie nach GUIGNARD bei *Tulipa Celsiana* und *silvestris* auftreten, als Belege verwertet werden. In den Embryosäcken der genannten wilden Tulpen finden sich nämlich acht freie, scheinbar gleiche Kerne und weder am mikropylaren noch am chalazalen Pole werden Zellen angelegt. Indes sind auch da drei Kerne durch deutliche Unterschiede als Synergiden und Eikern kenntlich und nur die fünf übrigen

Kerne kaum untereinander verschieden. Nach allem müssen wir wohl STRASBURGER (1900a, S. 309 f.) zustimmen, wenn er sagt, „daß in *Tulipa* ein extremer Fall vorliegt, der von den bei den Liliaceen sonst gegebenen abzuleiten ist“.

Zugunsten einer ursprünglichen Gleichwertigkeit der Kerne des Embryosackes könnten jedoch vielleicht Beobachtungen verwendet werden, die über abnorme Befruchtungserscheinungen berichten. Insbesondere gibt es einige Fälle von Synergidenbefruchtung, die von DODEL (1891) bei *Iris sibirica*, von E. OVERTON (1891) bei *Lilium martagon*, von SCHWERE bei *Taraxacum officinale*, von ERNST bei *Trillium grandiflorum* als seltene Ausnahmeerscheinung, stets nur in einzelnen Fällen, gesehen wurde. Synergidenbefruchtung wurde ferner von GUIGNARD (1901a) bei *Najas major* vermutet, da vereinzelt zwei Embryonen in der Gegend des Eiapparates zu sehen waren, während der primäre Endospermkern ungeteilt geblieben war, wohl deshalb, weil sich zu ihm kein Spermakern begeben hatte. Ein unzweifelhafter Synergidenembryo wurde ferner bei *Allium odorum* von HABERLANDT gesehen (vgl. Abb. 59, Fig. 11 auf S. 467). Es kann ferner noch angeführt werden, daß PERSIDSKY (1914) bei *Delphinium elatum* einmal einen Eiapparat gesehen hat, wo zwei Zellen als Eizelle und eine als Synergide ausgebildet waren, und die beiden ersteren waren im Begriffe mit je einem Spermakern zu verschmelzen. Antipodenbefruchtung wurde als Ausnahme nur bei *Nigella arvensis* von v. DERSCHAU (1918) beobachtet. Sonst wurde nur das Auftreten von Pollenschläuchen in der Antipodialregion bei nicht chalazogamen Pflanzen gesehen, so z. B. von MANN (1893) bei *Myosurus minimus*.

Etwas häufiger wurden in der Literatur Fälle beschrieben, wo in der Verwendung der im Embryosack auftretenden Kerne eine gewisse Freizügigkeit festzustellen ist. Diese äußert sich z. B. darin, daß statt der gewöhnlichen Eizelle und zwei Synergiden, zwei Eizellen und eine Synergide oder drei Synergiden auftreten. Unregelmäßigkeiten dieser Art hat OSTERWALDER (1898) bei *Aconitum napellus* gesehen und er bringt sie auch mit der hier vorkommenden Polyembryonie in Zusammenhang. PERSIDSKY (1914), der bei *Delphinium elatum* ähnliche Anomalien gesehen hat, zieht aus ihnen geradezu den Schluß, daß für den Charakter der Elemente des Embryosackes nicht die (phylogenetisch festgelegten) Eigenschaften der Kerne, sondern die Lage in einem bestimmten Teile des Embryosackes entscheidend sei. Eine andere Erscheinung, die als Ausdruck einer gewissen Freizügigkeit in der Verwendung der Kerne des weiblichen Gametophyten betrachtet werden könnte, ist die, daß manchmal die Zahl der Polkerne auf Kosten der Antipoden, seltener der Synergiden vermehrt wird. Schließlich könnte auch die Synergide angeführt werden, die bei *Cypripedium* nach PAGE (1907) und bei *Gastrodia* nach KUSANO (1915) ihren Platz verlassen und zu einem Polkerne werden soll. Diese Fälle sind allerdings nach der nicht ganz unberechtigten Kritik bei RUTGERS (1923) nicht über jeden Zweifel erhaben.

Dürfen wir nun die wenigen Fälle von Synergiden- oder Antipodenbefruchtung, ferner die Fälle von abnormer Verwendung der Kerne des Embryosackes als ausreichende Stützen für die Ansicht gelten lassen, daß die Kerne des Embryosackes phylogenetisch gleichwertig, etwa alle als potentielle Gameten zu betrachten sind? Bekanntlich ist es über-

haupt eine viel umstrittene Frage, inwieweit Bildungs- und Entwicklungsabweichungen zu phylogenetisch-morphologischen Schlüssen verwendet werden dürfen. Und dann fällt bei der Beurteilung noch etwas auf. Abnorme Verwendung der Kerne des Embryosackes wurde beobachtet bei mehreren *Alchemilla*-Arten (MURBECK 1902a), *Atamosco texana* (PACE 1913), *Burmannia coelestis* (ERNST und BERNARD 1912a), also bei zuverlässig apomiktischen Pflanzen. Wir müssen unter solchen Umständen fragen, ob nicht die abnorme Verwendung der Bestandteile des Embryosackes etwa nur eine Erscheinung ist, die mit dem abnormen Chromosomenbestand zusammenhängt. Auch MURBECK meint, „daß die Spezialisierung der intrasaccalen Elemente bei den Samenanlagen der parthenogenetischen Alchemillen weniger streng durchgeführt sei“, vermutet also, daß offenbar die von ihm beobachteten Unregelmäßigkeiten auf dieselben Grundursachen zurückgehen, welche die parthenogenetische Fortpflanzung bedingten. Es darf auch erwähnt werden, daß bei Bastarden und der Bastardierung verdächtigen Pflanzen unregelmäßige Gestaltung des Eiapparates, Vermehrung der Polkerne, abnorme Lagerung der Bestandteile des Embryosackes beobachtet wurden (vgl. z. B. die Beobachtungen HAKANSSONS (1924) an *Epilobium montanum* \times *hirsutum*, ferner die Ausführungen über *Fuchsia Marinka* auf S. 550). Wir sehen also, daß ein guter Teil derjenigen Fälle, welche zur Unterstützung der Lehre verwendet werden könnten, daß die Kerne des Embryosackes potentielle Gameten sind, sich auf ganz andere Weise erklärt, nämlich durch Störungen, welche die ererbte Spezialisierung der Bestandteile des Embryosackes verändern¹⁾. Selbst die Synergidenbefruchtungen, die gelegentlich vorkommen, können nicht viel sagen. Dem Fall von *Allium odorum* werden wir überhaupt keine Bedeutung beilegen können, da die mannigfaltigen Unregelmäßigkeiten, die bei dieser Pflanze vorkommen, mit der Kultur oder auch der Bastardierung zusammenhängen dürften (vgl. ERNST 1918, S. 452, 455, 456, 462). Es bleiben somit nur die paar anderen Fälle der Synergiden- oder Antipodenbefruchtung, die vielleicht auch eine ähnliche Aufklärung erfahren werden. Jedenfalls sind sie außerordentlich selten gegenüber den zahlreichen Fällen, wo die Synergiden von den Spermakernen vollkommen verschont werden, obwohl sie zuerst mit dem Pollenschlauche in Berührung kommen.

Zusammenfassend dürfen wir also als Grundlage für die weiteren Betrachtungen den Gedanken als richtig anerkennen, daß uns die Ontogenie des Angiospermen-Embryosackes keinen Anhaltspunkt gibt, die Differenzierung der Bestandteile des Embryosackes als sekundäre Erscheinung auffassen. Einen zwingenden Grund, die Kerne des Embryosackes als potentielle Gameten aufzufassen, haben wir nicht.

Wir wollen nun zunächst diejenigen Ansichten besprechen, welche jeden Bestandteil des Eiapparates für sich als eine Einheit auffassen

¹⁾ Auch das früher erwähnte *Delphinium elatum*, bei welchem PERSIDSKY verschiedene Anomalien im Embryosacke gesehen hat, ist ein Material, das durch Fasziationen, Pelorienbildung, Vergrünung und Verlaubung, Füllung der Blüten u. dergl. ausgezeichnet ist (vgl. die Angaben in PENZIG, Pflanzenteratologie, 2. Aufl. II. S. 37 f.). Diese Verhältnisse deuten auf tiefgreifende Entwicklungsstörungen hin und zeigen, daß die Pflanze ganz ungeeignet ist, um als Grundlage für die von PERSIDSKY gezogenen Schlüsse zu dienen.

und für diese im Prothallium der Gymnospermen homologe Organe oder Zellen zu finden glauben. Von den hier zu nennenden Autoren möge zunächst STRASBURGER genannt werden, weil dessen Ansichten in den weitesten Kreisen Anerkennung gefunden haben.

STRASBURGER hat sich wiederholt mit der Frage beschäftigt, in welcher Weise die Elemente des Embryosackes aus entsprechenden Bildungen bei den Gymnospermen verstanden werden könnten. Er vergleicht (1879a, S. 137) die Entwicklung des Angiospermenembryosackes mit der des Prothalliums der Gymnospermen. In beiden werden anfangs nackte Kerne gebildet, aber in dem ersteren wird schon frühzeitig ein dauernder Zustand geschaffen, indem drei Zellen an jedem Pol gebildet werden. Die Antipoden und die Synergiden vergleicht er mit den Prothalliumzellen, die Eizelle faßt er als ein reduziertes Archegonium auf, zumal er auch bei *Welwitschia* dieselbe hochgradige Reduktion gesehen hat. In der nach der Befruchtung bei den Angiospermen einsetzenden Endosperm Bildung will er „eine Fortsetzung des ursprünglichen, unterbrochenen Vorganges der Endosperm Bildung erblicken, welche hier erst der Anregung durch die Befruchtung bedarf“. Ziemlich übereinstimmende Ansichten hat auch GUIGNARD (1882a, S. 189) geäußert.

STRASBURGER hat sich auch durch die Entdeckung der doppelten Befruchtung nicht zu einer Änderung seiner Ansicht veranlaßt gesehen, die er noch schärfer dahin formuliert, daß bei den Angiospermen „zerteilte (fraktionierte) Prothalliumbildung vorliegt. Ihre Prothalliumbildung wird nach wenigen Teilungsschritten unterbrochen und ihre Fortsetzung von der Befruchtung des Eies abhängig gemacht. In der Tat müßte unter den bei den Angiospermen herrschenden Verhältnissen, bei welchen die Ausbildung der Samenanlagen von der Bestäubung unabhängig ist, die volle Ausbildung eines Nährgewebes für den Embryo bei ausbleibender Befruchtung eine arge Substanzvergeudung bedeuten. Daher die Ausbildung des Endosperms von der Anregung abhängig gemacht wurde, die von der zweiten generativen Zelle ausgeht. Daher auch beim Ausbleiben der Befruchtung des Eies die alsdann überflüssig gewordene Endosperm Bildung nicht erfolgt. — Eine Arbeitsteilung bildet sich gleichzeitig zwischen den wenigen Zellen, beziehungsweise Kernen der ersten Prothalliumanlage aus. Im besonderen steht das für die Synergiden fest, welche die Rolle von Vermittlern beim Vorgange der Befruchtung übernehmen. Die Bedeutung der Antipoden ist dagegen kontrovers, was sich meiner Ansicht nach daraus erklärt, daß ihnen nicht immer dieselbe Aufgabe zufällt, und nur in Fällen besonderer Förderung muß ihnen eine ernährungsphysiologische Rolle zuerkannt werden“ (STRASBURGER (1900a, S. 310). Aus dem letzten Teile dieser Anführung läßt sich aber vielleicht doch ein etwas geänderter Standpunkt STRASBURGERS herauslesen. Er vermeidet es hier, die Teile des Angiospermenembryosackes mit bestimmten Teilen eines Gymnospermenprothalliums zu homologisieren. Der achtkernige Embryosack entspricht ihm einer undifferenzierten Prothalliumanlage der Gymnospermen, die erst auf der durch die fraktionierte Prothalliumbildung ausgezeichneten Angiospermenstufe Differenzierung in Synergiden, Antipoden, Polkerne und Eizelle erfahren hat. Mit anderen Worten, die Ausgestaltung des Angiospermenembryosackes ist für STRASBURGER eine Neuerwerbung, dagegen das Endosperm der Angiospermen die verspätete Prothalliumbildung der Gymnospermen. Ganz folgerichtig

betrachtet er die Polkernbefruchtung, welche die gehemmte Prothalliumbildung auslöst, nicht als einen Sexualakt, sondern als eine „vegetative Befruchtung“. An diesem Charakter scheint ihm auch der Umstand nichts zu ändern, daß durch sie erbliche Eigenschaften, wie die Xenienbildung zeigt, übertragen werden (STRASBURGER 1900 a).

Obwohl sich die Auffassung von der fraktionierten Endosperm-bildung bei den Angiospermen eigentlich nur auf die Tatsache stützt, daß das Endosperm der Angiospermen und das „Endosperm“ der Gymnospermen eine ähnliche Funktion haben, nämlich den jungen Sporophyten zu ernähren, obwohl sie eigentlich nur eine unter dem Gesichtspunkt der Zweckmäßigkeit verständliche Idee ist, hat sie vielfach Anerkennung gefunden und wurde z. B. auch von CELAKOWSKY (1901) übernommen, der den Übergang vom Gymnospermenprothallium zum Angiospermenembryo-sack dadurch verständlicher zu machen sucht, daß er auf die Gametophyten von *Welwitschia*, *Gnetum gnemon* und anderen Arten dieser Gattung und *Peperomia* als Zwischenstufen hinweist. In der Tat spielen nun diese Gattungen bei den Erklärungsversuchen der folgenden Zeit eine große Rolle.

Von den Autoren, welche einen Vergleich zwischen den Angiospermen und *Gnetum* durchzuführen suchen, mag zunächst LOTSY (1899 b) genannt werden, der jedoch ausdrücklich hervorhebt, daß die Angiospermen nicht von *Gnetum* abzuleiten seien. Er glaubt eben nur, daß bei beiden ähnliche Reduktionsvorgänge unabhängig voneinander stattgefunden haben. Bei den Angiospermen sind nach LOTSY die Zellen des Eiapparates als reduzierte Archegonien aufzufassen, vergleichbar den fertilen Kernen im oberen Teile des Gametophyten von *Gnetum*. Auch die Antipoden faßt er als reduzierte Archegonien auf und vergleicht sie mit gewissen verkümmerten Archegonien bei *Gnetum gnemon*. Die Polkerne betrachtet er als vegetative Prothalliumkerne, wie sie auch bei *Gnetum* sowohl im oberen als auch im unteren Teile des Gametophyten vorhanden sind.

Im Gegensatz zu LOTSY betrachtet jedoch KARSTEN (1902) ein Gymnospermen-Prothallium vom Typus des *Gnetum gnemon* als Urtypus für die Angiospermen. Bei dieser Art ist der untere Teil des Embryosackes von festem Prothalliumgewebe erfüllt, während der obere Teil nur freie Kerne enthält. Diese sind zum Teil Eikerne, welche nach der Befruchtung weiterentwickelt werden, zum Teil Endospermkerne, die gleichzeitig mit der Zygotenbildung zur Vermehrung und Zellbildung veranlaßt werden. KARSTEN betrachtet nun die Antipoden der Angiospermen als Homologen des zelligen Prothalliums des *Gnetum*-Embryosackes. Die beiden Polkerne entsprechen ihm den freien Prothalliumkernen bei *Gnetum*. Einige Schwierigkeiten bereiten ihm die Synergiden, er entschließt sich aber dafür, sie für Eikerne des *Gnetum*-Prothalliums zu erklären, die in Anpassung an eine bestimmte Funktion abgeändert wurden, während die Eizelle ihre ursprüngliche Aufgabe beibehalten hat. Die Auslösung für die Weiterentwicklung des Embryosackes erfolgt sowohl bei *Gnetum* als auch bei den Angiospermen durch die Befruchtung. Bei *Gnetum* werden mindestens zwei Eikerne befruchtet, bei den Angiospermen wird die Eizelle und der Polkern, der ein Schwesterkern des Eikernes ist, aber phylogenetisch einem freien Endospermkerne von *Gnetum* entspricht, befruchtet. Daß endlich der Schwesterkern des

Angiospermen-Eikernes Polkern werden mußte, mag sich aus der Einführung der „vegetativen Befruchtung“ erklären lassen. „Es werden jetzt zwei Schwesterkerne durch zwei Bruderkerne befruchtet Es wäre nach dieser Auffassung die gesamte Initiative, wenn ich so sagen darf, für die Weiterentwicklung von Embryo und Endosperm in zwei Schwesterkernen lokalisiert und bei beiden von ihrer Befruchtung abhängig gemacht.“ Als Übergang vom Verhalten bei *Gnetum* zu den Angiospermen betrachtet KARSTEN ein von ihm bei *Juglans* beschriebenes Stadium: hier sollten nämlich manchmal die Polkerne nicht verschmelzen und wahrscheinlich nur der obere befruchtet werden.

Ebenfalls an *Gnetum* knüpfen die Anschauungen über die Entstehung des Gametophyten der Angiospermen bei PEARSON und THOMSON (1918) an. Diese Autoren glauben, daß die Kluft zwischen dem Prothallium der Gymnospermen dann überbrückbar erscheine, wenn man einerseits die Entwicklungstendenzen, die bei den höchststehenden Gymnospermen ausgeprägt sind, andererseits gewisse Abweichungen vom Typus des Angiospermenembryosackes berücksichtige. In ersterer Hinsicht weisen sie auf die Unterschiede hin, die der Gametophyt der *Gnetum*-Arten gegenüber den niederen Gymnospermen aufweise und sehen in ihnen insbesondere folgende Entwicklungstendenzen: „1. The extension of the potentialities of an Archegonium-initial nucleus to every nucleus in the sac; 2. the reduction of the archegonium to one (or more) gametes; 3. the organisation of these at a period antecedent to the formation of cell-walls.“ Hinsichtlich der Angiospermen betonen sie, daß außer dem gewöhnlichen Embryosack auch mehr- und wenigerkernige vorkommen, daß der Grad der Differenzierung zwischen den Kernen desselben weiten Schwankungen unterworfen sei, daß der Gametencharakter nicht auf die Eizelle allein beschränkt sei und daß die Erzeugung des primären Endospermkernes aus der Verschmelzung der beiden Polkerne in keiner Weise durch spezifische Eigenschaften bedingt sei, die nur den Polkernen zukommen und den anderen Kernen fehlten.

Diese Schwankungen in der Zusammensetzung des Angiospermenembryosackes finden nach PEARSON und THOMSON ihre Erklärung darin, daß dieser von einem ursprünglichen Typus abzuleiten sei, in welchem zahlreiche Kerne auftreten, zwischen denen überhaupt keine Differenzierung besteht, also von einem Prothallium, wie es heute noch bei *Gnetum* verwirklicht ist. Zu einer ähnlichen Auffassung ist übrigens PEARSON (1909) schon früher gelangt, als er *Welwitschia* mit den Angiospermen verglich. Hier äußert er sich dahin, daß alle Kerne, die nach Abschluß der freien Kernteilungen im Angiospermenembryosack vorhanden sind, als potentielle oder reduzierte Gameten zu betrachten seien.

Eine solche Auffassung muß natürlich erklären, warum bei den Angiospermen im allgemeinen fünf Kerne (nämlich die der Synergiden und die der Antipoden) ihren Gametencharakter aufgeben haben und zu Zellen mit anderer Funktion geworden sind. PEARSON und THOMSON glauben diese nach ihrer Ansicht sekundäre Spezialisierung mit der im Embryosack der Angiospermen stark ausgeprägten Polarität in Zusammenhang bringen zu können. „The egg-apparatus, in which the retention of sexual characters is most marked, generally occupies the position which is favourable to fertilisation; the antipodial groups, in which vegetative character is most strongly developed, is placed where

it can most efficiently perform a nutritive function. With regard to the polarity itself, it may be noted that it could not be strongly marked in a sac crowded with nuclei like that of *Gnetum*; the fact that there few nuclei in the sacs of most Angiospermes may of course be quite unconnected with their strong polarity, but when are many (*Euphorbia virgata*, *Peperomia hispidula* etc.) they are not segregates into groups at the poles of the sac, and they usually show a lower degree of specialisation than in a sac in which polarity is strongly developed." Auch in dem Umstand, daß die meisten der Embryosackkerne mit eigenem Protoplasma umgeben sind, ist nach der Auffassung der Autoren kein Hindernis für die Ableitung des typischen Angiospermenembryosackes von einem solchen mit freien Kernen zu erblicken, da der Übergang von einem Stadium mit freien Kernen zu einem solchen mit einkernigen Zellen sehr häufig in der Ontogenie verwirklicht sei. Auch die Tatsache, daß bei den Angiospermen eine verschiedene Zahl von freien Endospermkernen zum Verschmelzungskern zusammentreten kann, findet ihre Erklärung darin, daß die Kerne des Embryosackes potentielle Gameten sind. Das Endosperm, welches gewöhnlich nach Aufnahme eines Spermakernes entsteht, ist für die Autoren dem von *Gnetum* homolog, sie sehen keinen entscheidenden Grund, es wegen der doppelten Befruchtung für einen monströsen Embryo zu halten. Im ganzen erblicken sie im Embryosack der Angiospermen eine Bildung, welche aus den Entwicklungstendenzen, die bereits zur Bildung des *Gnetum*-Embryosackes geführt haben, verstanden werden kann. Der Angiospermenembryosack ist im besonderen gekennzeichnet durch eine Reduktion der Teilungsschritte, welche die Mutterzelle bis zur vollkommenen Entwicklung durchmacht. Diese Verkürzung des Entwicklungsganges hat zur Folge, daß diejenige Kerngeneration, in der die Gameten auftreten, der Mutterzelle bedeutend näher liegt als bei *Gnetum*, und daß die Zahl der Kerne bedeutend geringer ist. Er ist ferner durch die Tendenz gekennzeichnet, eine Differenzierung zwischen den Kernen herbeizuführen.

Die Auffassung PEARSONS und THOMSONS sowie überhaupt aller Autoren, welche *Gnetum* oder *Welwitschia* als Knotenpunkt für die Ableitung des Angiospermenembryosackes benützen wollen — vgl. auch HERZFELD (1922, S. 260f.) —, leidet vor allem an der Voraussetzung, welche diese Autoren machen müssen, daß die Zellbildung am mikropylaren und am chalazalen Pole und überhaupt die Differenzierung zwischen den Elementen des Embryosackes eine sekundäre, erst auf der Angiospermenstufe auftretende Eigenschaft ist. Wie früher gezeigt wurde, bietet aber der heutige Stand unserer Kenntnisse keine Handhabe für die Annahme, daß die Elemente des Eiapparates oder des Embryosackes im allgemeinen phylogenetisch untereinander gleichwertig seien. Daß ferner die von PEARSON und THOMSON als Übergangstypen herangezogenen Embryosäcke des *Peperomia*-Typus nicht zu diesem Zwecke benützt werden dürfen, wurde bereits früher erörtert (vgl. S. 556f.).

Es ist ferner überhaupt abzulehnen, gerade unter den heute lebenden, am höchsten entwickelten Gymnospermen wie *Gnetum* und *Welwitschia* den Übergang zu den Angiospermen zu suchen. Gerade die große Lücke, die zwischen den beiden Klassen klafft, scheint darauf hinzuweisen, daß wir die Abzweigung der Angiospermen sehr tief unten am Gymnospermenaste suchen müssen und dann sind gewisse Ähnlichkeiten

zwischen den weiblichen Gametophyten der *Gnetales* und *Angiospermae* als Analogien zu werten, die auf der Tendenz beruhen, die weiblichen Prothallien zu reduzieren. Diese Tendenz wurde sicher schon sehr frühzeitig in der Stammesgeschichte eingeleitet und bekam in der Phylogenie der Cormophyten damals einen sehr wirksamen Anstoß, als die Ausbildung des weiblichen Gametophyten in die Sporophylle der Sporophyten verlegt wurde.

Zu denjenigen Autoren, welche die Elemente des Eiapparates als ursprünglich gleichwertig betrachten, zählt auch BONNIER (1905) und zwar sollen Eizelle, Synergiden und Polkerne je einem Archegonium der Gymnospermen gleichwertig sein. Bezüglich der Antipoden läßt er es unentschieden, ob sie dem vegetativen Prothalliumgewebe vergleichbar seien oder drei nicht befruchtungsfähige Archegonien vorstellten. Durch den Pollenschlauch werden zwei Kerne befruchtet, was BONNIER insofern mit seinen Anschauungen im Einklang findet, als es auch bei Gymnospermen, z. B. beim Wacholder manchmal vorkommt, daß zwei benachbarte Archegonien von zwei demselben Pollenschlauch entstammenden Spermakernen befruchtet werden. Das Endosperm ist daher für BONNIER ein akzessorischer Embryo, der einem auf dem proembryonalen Zustande stehengebliebenen Gymnospermenembryo vergleichbar ist.

Alle diese Hypothesen, welche den Eiapparat und teilweise auch die übrigen Kerne des Embryosackes als Homologa von Archegonien betrachten, machen keinen Versuch, die Ausgestaltung des fertigen Embryosackes zu erklären. Es erscheint an und für sich ganz einleuchtend, daß in diesem ein fertiler, die Eizelle enthaltender Anteil zu finden ist und ein chalazaler, steriler, der einem vegetativen Prothalliumanteil entsprechen könnte; warum aber gerade die Antipoden dauernd oder doch in einem bestimmten Entwicklungsabschnitt in der Dreizahl auftreten, warum die Synergiden und die Polkerne in der Zweizahl vorkommen, lassen alle diese Erklärungsversuche unberührt. Diese Verhältnisse sind aber gerade das, was in erster Linie erklärt werden muß, da, wie an anderer Stelle betont worden ist, die Bildung von Vierergruppen das am meisten hervortretende Merkmal des Angiospermenembryosackes ist.

Auf die Erklärung dieser Verhältnisse verlegen sich jedoch in erster Linie diejenigen Homologisierungsversuche, welche die mikropylare und die chalazale Vierergruppe des normalen Embryosackes oder mindestens die erstere als Einheiten auffassen¹⁾.

Von den hier zu nennenden Autoren mag zunächst WARD (1880a, 1880b) angeführt werden, der wenigstens in der mikropylaren Zellgruppe des Embryosackes eine einem Archegonium homologe Bildung sieht. Im übrigen hat er jedoch eine sehr sonderbare Auffassung über die Entstehung des Embryosackes. Seine Ansicht mag durch folgendes Zitat wiedergegeben werden: „Let us see what follows by assuming, as a point de départ, the homology of the egg cell with the oosphere of Cryptogames (the „Corpusculum“ of Conifers). The sister nuclei must

¹⁾ Die Vorstellung, die sich NEUMAYER (1924, S. 33 ff.) von der Entstehung des Angiospermenembryosackes gebildet hat, dürfte kaum Anklang finden. Er nimmt an, daß der nach seiner Ansicht primitive achtkernige Embryosack aus einem reduzierten Prothallium mit zwei einkernigen Archegonien entstanden sei. Die acht Kerne seien „durch sekundäre Vervielfältigung“ aus den zwei ursprünglichen entstanden.

then be cells of the prothallus; and, from the position of the „synergidae“, it is not impossible to regard them as two neck-cells of the archegonium, which have persisted in virtue of their acquired use in fertilization. The fourth nucleus falls into the sac, passing along the protoplasm to fuse with a similar one from below in typical cases. The „antipodal“ cells and the ascending nucleus must be regarded as cells of a prothallus; and it depends upon the nature of the vacuole-like space which separates the two nuclei which form the tetrahedral groups whether we regard these groups, with STRASBURGER, as four cells of an eight-celled prothallus, or as forming a separate four celled prothallus which remains sterile, etc.“ (WARD 1880b, S. 539f.). Etwas bestimmter drückt sich WARD in einer gleichzeitigen Arbeit (1880a, S. 18) aus, wo er den Embryosack erklärt „as belonging to two prothallial structures . . . The one of them produces a rudimentary archegonium (the egg-cell with its synergidae may perhaps be an oosphere and two neck-cells), and one vegetative cell; the lower spore produces four vegetative cells“. Die Polkernverschmelzung sucht WARD durch den Gesichtspunkt verständlich zu machen, daß „some advantage accrues to the large embryo-sac, by having a nucleus rendered vigorous by material from two slightly different sources“.

Als ganzes betrachtet ist natürlich die Anschauung WARDS völlig unrichtig; sie beruht auf der Annahme, daß zwei Makrosporen zur Bildung des Embryosacks zusammentreten. Als einer Erörterung wert erweist sich nur der Gedanke, daß der Eiapparat als eine Einheit betrachtet und mit einem Archegon verglichen werden kann, und ebenso die Deutung der Synergiden als Halszellen. Mit den Antipoden und ebenso mit den Polkernen weiß sich WARD keinen Rat und diese Verlegenheit kommt durch die Bezeichnung als „vegetative cells“ zum Ausdruck.

Eine einheitliche Erklärung der beiden Vierergruppen des normalen Embryosacks stammt von PORSCH (1907a, 1907b).

Nach dieser unter dem Namen „Archegon-Theorie“ bekannten Deutung besteht der nach dem Normaltypus sich entwickelnde Embryosack der Angiospermen „aus zwei polar gelagerten, als Archegonien gedeuteten Zellgruppen, deren jede aus vier Zellen resp. Kernen besteht, nämlich zwei Halszellen, der Eizelle und dem Bauchkanalkern. Der Eiapparat mit dem oberen Polkern stellt das obere, der Antipodenkomplex mit dem unteren Polkern das untere Archegonium dar. Die Eizelle entspricht der Eizelle, die Synergiden entsprechen den Halszellen, der obere Polkern dem Bauchkanalkern des oberen Archegons. Im Antipodenkomplex entspricht eine der Antipoden, zumeist wohl die mittlere, der Eizelle, die beiden übrigen den Halszellen, der untere Polkern dem Bauchkanalkern des unteren Archegons“.

Diese Auffassung findet nach PORSCH ihre Begründung zunächst darin, daß bei den Prothallien der Gymnospermen Hand in Hand mit der bei den Cormophyten im allgemeinen ausgeprägten Tendenz, das Prothallium zu reduzieren, eine Reihe von Erscheinungen auftreten, an welche wir anknüpfen können, wenn wir die Angiospermenverhältnisse verstehen wollen. Zunächst kommt bei den Gymnospermen die Tendenz zum Ausdruck, die Archegonien, die bei den primitiveren Formen noch zerstreut liegen, zu konzentrieren und einen Archegonkomplex mit mehr oder weniger ge-

meinsamer Deckschichte zu bilden, weiter die Zahl der Archegonien herabzusetzen, wobei einzelne Archegonien die Fortpflanzungsfähigkeit einbüßen und der Ernährung fertiler Archegonien dienen. Mit dieser letzteren Erscheinung hängt es zusammen, daß einerseits die Deckschichte immer mehr an Bedeutung verliert und verschwindet, andererseits die Rückbildung des Prothalliums wesentlich beschleunigt wird. Schließlich kommt es bei gewissen Endgliedern des Gymnospermenastes zur Bildung nackter Zellen. Wie sich PORSCH nun den Übergang vom Gymnospermenprothallium zum Angiospermenembryosack unter Einführung gewisser hypothetischer Zwischenformen vorstellt, zeigt Abb. 68.

In der Fortsetzung dieser bei den Gymnospermen ausgeprägten Entwicklungsrichtung liegt ein Gametophyt, der durch folgende Merkmale charakterisiert ist: „vollständiger Verlust eines Prothalliums, bei maximaler Reduktion der Archegonienzahl ein einziges Archegonium bestehend aus mindestens vier nackten Zellen, nämlich zwei Halszellen, einer Eizelle und einer Bauchkanalzelle“. Diese Reduktion ist jedoch beim Normaltypus der Angiospermen nicht bis zu diesem Extrem durchgeführt, sondern bei zwei Archegonien stehen geblieben, einem fertilen und einem sterilen, welch letzteres im Verlaufe der Phylogenie eine Stellung am chalazalen Pole des Embryosackes angenommen hat.

Die Theorie PORSCHS sucht eine Reihe charakteristischer Eigenschaften des Angiospermen-Embryosackes verständlich zu machen: vor allem die Achtzahl seiner Kerne, die Ausbildung von Zellen in ganz bestimmter Zahl an seinen Polen, die „vollkommene polare Gleichheit der oberen und der unteren Embryosackhälfte“, die nicht nur im fertigen Zustande, sondern auch während der Ontogenie des Embryosackes zum Ausdruck kommt, endlich die Tatsache der doppelten Befruchtung und der Endospermentwicklung. Auf diese Punkte soll im folgenden noch näher eingegangen werden.

Auf den ersten Blick dürfte vielleicht die Annahme am sonderbarsten erscheinen, die PORSCH macht, daß nämlich der vegetative Teil des Pteridophyten- und Gymnospermenprothalliums vollständig geschwunden sein soll. Während die Archegonien in ihren wesentlichsten Strukturen — Ei, Bauchkanal und Hals — erhalten geblieben sind, ist von ihrem Träger, dem Prothallium, bei den Angiospermen gar nichts mehr da. Damit berühren wir eine von mehreren Autoren empfundene Schwierigkeit der Archegontheorie. MAGNUS z. B. vermißt (1913, S. 329) in der Kette der Übergänge von den Gymnospermen zu den Angiospermen „das wesentlichste Bindeglied, nämlich das Verschwinden des Prothalliums“. Diese Schwierigkeit erscheint jedoch nicht so groß trotz des Mangels an beweisenden Übergangsformen, die selbstverständlich wünschenswert wären, wenn wir folgendes berücksichtigen: Vor allem ist die Tendenz, das Prothallium zu verkleinern, mit der phylogenetischen Entwicklungsrichtung der Cormophyten auf das engste verbunden. Wir sehen ferner als deutliche Annäherung an den vollständigen Abbau des vegetativen Prothalliums bei den Angiospermen, daß „bei vielen Coniferen die Archegoninitalen sehr frühzeitig, schon aus den Alveolen, d. h. also bevor die eigentlichen Endospermzellen gebildet sind, angelegt werden“ (LOTSY 1911, S. 435). Ferner macht die bei den Angiospermen obligat eingeführte doppelte Befruchtung und die sich aus dieser ergebende Einführung eines im richtigen Augenblicke vorhandenen Nährgewebes,

nämlich des Endosperms, ein vegetatives Prothalliumgewebe überflüssig (ein von PORSCH ganz besonders hervorgehobener Punkt). Wir sehen schließlich, daß im Pollenkorn, wenigstens nach der Ansicht STRAS-

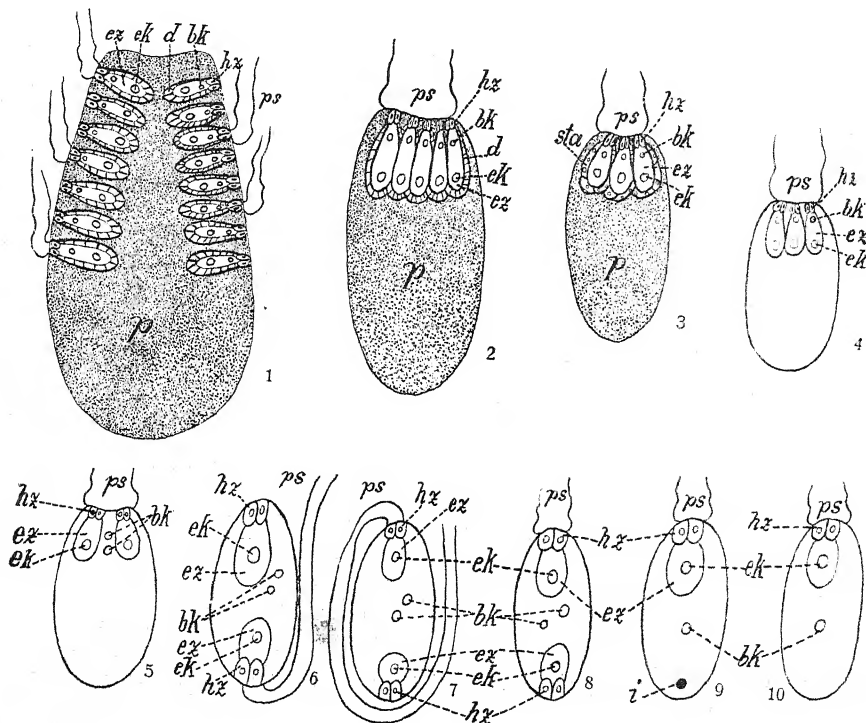


Abb. 68. Schematische Darstellung der phylogenetischen Entwicklung des Embryosackes aus dem Prothallium der Gymnospermen nach PORSCH (gegenüber dem Original modifiziert). Fig. 1. Ältester Typus, im wesentlichen durch *Sequoia* verwirklicht; zahlreiche Archegonien, jedes mit eigener Deckschicht (d); Pollenschlauch (ps) in der Regel bloß ein Archegon befruchtend, nur gelegentlich zwei. — Fig. 2. Cupressaceen-Typus; Archegonien an Zahl geringer, in einen Komplex mit einheitlicher Deckschicht vereinigt; Pollenschlauch normal zwei Archegonien befruchtend. — Fig. 3. *Ephedra*; eigentliche Deckschicht von sterilen Archegonienanlagen (sta) gebildet; Archegonenzahl noch stärker vermindert; Pollenschlauch wie in Fig. 2. — Fig. 4. Hypothetisches Zwischenstadium; Archegonien noch stärker (auf drei) vermindert; Prothallium überhaupt nicht mehr entwickelt; Pollenschlauch wie in Fig. 2. — Fig. 5. Konstant bloß zwei Archegonien, bestehend aus den zwei Halszellen (hz), den Synergiden der Autoren, der Eizelle (ez) mit dem Eikern (ek) und Bauchkanalkern (bk); Pollenschlauch (ps) wie in Fig. 2; ein hypothetisches, z. T. an *Balanophora* erinnerndes Stadium. — Fig. 6. Wie Fig. 5, aber die beiden Archegone polar gelagert; der Pollenschlauch dringt durch das untere sterile (in der Samenanlage proximale) Archegon, die Antipoden der Autoren, zum oberen fertilen (distalen) Archegon vor; gegenwärtig durch *Casuarina* und *Carpinus* verwirklicht. — Fig. 7. Wie Fig. 6, aber Pollenschlauch am unteren Archegon vorbeiwachsend und dann zum oberen vordringend; gegenwärtig bei *Alnus* verwirklicht. — Fig. 8. Normaltypus der Angiospermen; Pollenschlauch direkt dem oberen Archegon zuwachsend. — Fig. 9. Vereinzelt vorkommender abgeleiteter Embryosack; bloß das obere Archegon entwickelt; Initialkern des unteren Archegons frühzeitig absterbend. — Fig. 10. *Oenothera*; nur das obere Archegon vorhanden.

bk = Bauchkanalkern, d = Deckschicht, ek = Eikern, ez = Eizelle, hz = Halszellen, i = frühzeitig degenerierender Initialkern des unteren Archegons, p = Prothallium, ps = Pollenschlauch, sta = als „Deckschichtzellen“ fungierende sterile Archegonienanlagen.

BURGERS, keine Prothalliumzellen gebildet werden (vgl. S. 554), und selbst wenn wir den vegetativen Kern des männlichen Gametophyten als Prothalliumkern auffassen, ist das Prothallium doch immer nur durch einen einzigen Kern vertreten. Wenn wir alle diese feststehenden Anschauungen und Tatsachen berücksichtigen, können wir den Gegensatz, der zwischen der Ausbildung des Prothalliums bei den Gymnospermen und Angiospermen besteht, in folgender Weise auffassen: Bei den Gymnospermen macht der Kern der Makrospore eine größere Anzahl von Teilungsschritten durch und einige der so entstandenen Kerne werden zu Initialen der Archegonien; bei den Angiospermen dagegen macht der Kern der Makrospore nur einen einzigen Teilungsschritt durch und jeder der beiden Tochterkerne wird zur Initiale eines Archegoniums, d. i. einer Vierergruppe. Wenn also auch bei den Angiospermen nirgends mehr Homologa des vegetativen Prothalliums der Gymnospermen in Form von Kernen oder Zellen festzustellen sind, ist doch — wenigstens beim Normaltypus — noch ein Teilungsschritt vorhanden, der die Bildung von Prothalliumgewebe vertritt. Erst bei abgeleiteten Typen des Angiospermenembryosackes kann auch dieser letzte Rest verschwinden¹⁾.

Diese im Sinne der Archegontheorie PORSCHS durchgeführte Deutung der Teilungsschritte des Embryosackes stimmt mit der Auffassung sehr wohl überein, daß in erster Linie der Normaltypus des Angiospermenembryosackes als der verhältnismäßig ursprünglichste erklärt werden muß. Daß diese Auffassung berechtigt ist, wurde im früheren mehrere Male gezeigt (vgl. S. 244 und 556). Insbesondere wurde auch darauf hingewiesen, daß irgendein 16-kerniger Embryosack unmöglich als Zwischenglied zwischen dem vielkernigen Gymnospermenprothallium und dem normalen achtkernigen Angiospermenembryosack verwendet werden kann, wie es CAMPBELL (1902, S. 786), PEARSON (1909, S. 381) u. a. wollten. Die Gründe für diesen Standpunkt sind ebenfalls früher angegeben worden. Hier sei nur hinzugefügt, daß wir unter den vier Teilungsschritten, die zu dem Embryosacke von *Peperomia*, *Penaea* oder *Gunnera* notwendig sind, vergebens nach einem Teilungsschritte suchen, der dem dritten Teilungsschritte beim Normaltypus (= erster Teilungsschritt einer Makrospore) und somit auch denjenigen Teilungsschritten entspräche, die in der Ontogenie des Gymnospermenprothalliums zur Bildung der zahlreichen vegetativen Elemente führen. In allen 16-kernigen Embryosäcken werden vier Makrosporenkerne gebildet, von denen jeder eine Vierergruppe, also ein reduziertes Archegon erzeugt. Eine andere Entstehung eines 16-kernigen Embryosackes ist

¹⁾ Mit dieser Deutung deckt sich vollkommen die Auffassung, die CHIARUGI (1927a) in seiner jüngst erschienenen Arbeit über die morphologische Bedeutung der einzelnen Teilungsschritte in der Embryosackentwicklung vertritt. CHIARUGI unterscheidet nämlich drei Arten von Teilungsschritten: 1. Die beiden ersten Teilungen, die er als sporogene bezeichnet, dienen der Sporenbildung; sie müssen in den normalsexuellen Typen immer vorhanden sein. 2. Auf diese folgt die somatogene Teilung und ihr geht einerseits die Vakuolisierung voraus, andererseits folgt ihr die Polarisation nach, wobei CHIARUGI diese beiden letzteren Begriffe im Gegensatz zu RUTGERS (1923; vgl. darüber S. 187) streng auseinander hält; die somatogene Teilung ist im Normaltypus immer vorhanden, bei den abgeleiteten Typen ist sie abgebaut und daher hier die Vakuolisierung von der Polarisation nicht mehr deutlich geschieden. 3. Die beiden letzten Teilungen des Normaltypus führen zur Bildung der Oangien (d. s. die Archegonien im Sinne PORSCHS), und CHIARUGI nennt sie gametogene Teilungen.

nicht bekannt geworden, wenn wir von den Angaben bei DESSIA TOFF (1911) über *Euphorbia virgata* absehen, die bereits durch die Untersuchungen MODILEWSKIS (1911; vgl. insb. S. 434) zweifelhaft geworden sind und auch von anderen Autoren wie PALM (1915) und CHIARUGI (1927a) als unsicher gewertet und bei ihren morphologischen Vergleichen absichtlich nicht berücksichtigt worden sind.

Was weiter die Entwicklung des Eiapparates betrifft, so stimmt sie mit der Bildung eines Gymnospermenarchegons, das nur zwei Halszellen besitzt, insofern überein, als die Synergiden (Halszellen) Schwesterzellen sind und ebenso Bauchkanalkern und Eikern aus einer Spindel hervorgehen (vgl. Abb. 69). Dieser Entwicklungsweg wurde

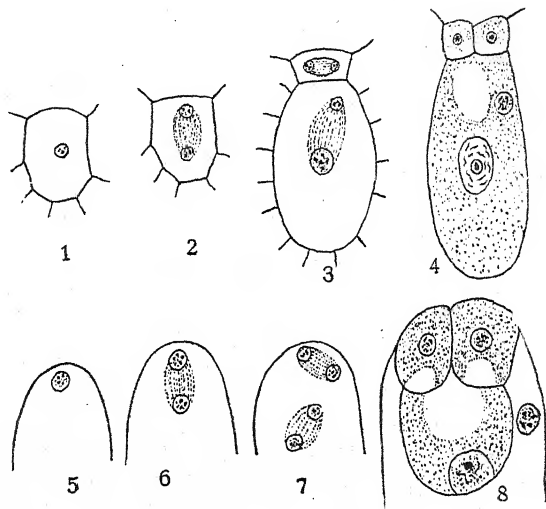


Abb. 69. Schematische Darstellung der Entwicklung des Gymnospermenarchegons (Fig. 1—4) im Vergleich mit der Entwicklung des Eiapparates der Angiospermen (Fig. 5—8). Nach PORSCH.

wenigstens für eine Anzahl Angiospermen sicher nachgewiesen, für eine Anzahl anderer ist er nach den veröffentlichten Abbildungen wahrscheinlich. Ein zuverlässiger Nachweis, daß in einem nach dem Normaltypus sich entwickelnden Embryosack ein Synergiden- und der Eikern Schwesterkerne wären, wurde niemals erbracht¹⁾. PORSCH weist ferner darauf hin, daß wiederholt bei der Entwicklung des Eiapparates im letzten Teilungsschritte zwei aufeinander senkrechte Spindeln beobachtet wurden, und meint, daß möglicherweise diese Stellung derjenigen Spindelstellung homolog sei, die bei Gymnospermen zur Bildung der Halszellen und des Ei- und Bauchkanalkernes führt. In der Tat (vgl. S. 124) ist die senkrechte Stellung im mikropylaren Ende des jungen Embryosackes oft (öfter jedenfalls als die parallele Stellung) gesehen worden. Ein schwerwiegendes Argument ist jedoch diese Tatsache nicht.

¹⁾ Auch der von SCHÜRHOFF in seinem neuesten Werke (1926b) angeführte Fall von *Trillium cernuum* (HEATLEY 1916) ist kein Gegenbeweis. Vgl. auch die Äußerungen LANGELETS (1925, 1927) über diesen Punkt.

Allerdings besteht ein auffallender Unterschied zwischen der Bildung des Gymnospermenarchegoniums und der Angiospermen-Vierergruppe insofern, als ersteres durch zwei Kernteilungen entsteht, von denen jede von Zellteilungen begleitet ist, während bei der letzteren im allgemeinen erst nach der Bildung der polaren Kerngruppen Wände angelegt werden dürften. Auf die Beachtung dieses Unterschiedes läuft in der Hauptsache ein von W. H. BROWN (1908, S. 455) erhobener Einwand gegen PORSCHS Archegontheorie hinaus. Es scheint W. H. BROWN nicht wahrscheinlich, daß Kerne, die im Angiospermenembryosack durch freie Kernteilung entstehen, mit den Kernen in den zellular gebildeten Archegonien der Gymnospermen homolog sein können und er stellt daher an die Archegontheorie die Forderung „to explain, how the archegonia became shifted back from the cellular to the non cellular phase of the prothallus“. Für PORSCH erübrigt sich eine solche Erklärung deshalb, weil er die Bildung nackter Zellen, mit anderen Worten die Unterdrückung der Wandbildung für eine bei den Gymnospermen deutlich ausgeprägte Entwicklungstendenz hält, die in den höchsten Reihen derselben deutlich zum Ausdruck kommt (PORSCHE 1917b, S. 18). Auch ist zu bemerken, daß ein Wegfall der Zellteilungen in dem jungen Embryosack vielleicht doch nicht so schwer erklärbar erscheint, wenn wir bedenken, daß die Vorbedingungen für die Durchführung einer Wandbildung in einer großen, viel Zellsaft enthaltenden und vor allem stark wachsenden Zelle, wie es ein junger Embryosack ist, doch nicht in gleicher Weise vorhanden sind, wie in der in einem festen Prothalliumgewebe liegenden Archegoninitiale bei den meisten Gymnospermen. Von diesem Standpunkte aus erscheint der Einwand W. H. BROWNS geradezu geringfügig. Mit der Archegontheorie sehr wohl im Einklang steht die morphologische und funktionelle Differenzierung im Eiapparat. Die Eizelle ist durch ihre Anheftung an der Wand des Embryosackes und ihr Aussehen, insbesondere durch die Verteilung des Zytoplasmas und die Lage von Vakuole und Kern, deutlich von den untereinander gleichen Synergiden verschieden, so daß wir fast niemals unsicher sind, die Eizelle und die Synergiden zu erkennen. Ferner ist zu beachten, daß die letzteren fast immer an der Spitze des Embryosackes, die Eizelle tiefer angesetzt ist, und daß der Fadenapparat ausschließlich eine Synergidenstruktur ist. Die Eizelle wird allein normaler Weise befruchtet, die Synergiden vermitteln nur die Befruchtung, indem gewöhnlich eine von ihnen den Inhalt des Pollenschlauches und die Vermittlung eines Spermakernes zum Eikern übernimmt. Diese Rolle der Synergiden, ihre verhältnismäßig kurze Existenz und vielleicht auch die vermutete Ausscheidung chemotaktisch auf den Pollenschlauch wirkender Stoffe macht sie gewiß eher den Halszellen der Gymnospermen vergleichbar als reduzierten Archegonien. Daran ändern auch die seltenen Fälle von Synergidenbefruchtung nichts (vgl. S. 314f.).

Hinsichtlich des Antipodialapparates ist zunächst hervorzuheben, daß PORSCHS Theorie eine Erklärung der am häufigsten vorkommenden Dreizahl bietet, was bis jetzt keine andere Theorie auch nur versucht hat. Der Antipodialapparat zeigt indessen, wie früher besprochen wurde (vgl. S. 140 ff.), eine sehr große Variabilität und diese hat ERNST ganz besonders im Auge, wenn er (1908a, S. 14) gegen die Archegontheorie hervorhebt, daß „in den meisten Fällen die Analogie zwischen Eiapparat

und Antipodengruppe wegfällt. Speziell der auffallende Vorgang der Vermehrung der Antipodenzellen findet seine Erklärung am einfachsten in der älteren Auffassung der Antipoden als vegetative Prothalliumzellen“. Hierzu ist zu bemerken, daß die variable Lagerung der Antipoden zum guten Teile durch die Raumverhältnisse bestimmt ist und ihre besondere Ausbildung und Vermehrung mit den günstigen Ernährungsverhältnissen am chalazalen Pole des Embryosackes in Zusammenhang steht. Diejenigen Fälle, wo mehr als drei Antipoden auftreten, sprechen sogar insofern zugunsten der Archegontheorie, als vielfach die Untersuchung der Ontogenie festgestellt hat, daß sie das dreizellige Stadium passieren. ERNST selbst gibt zu (1908a, S. 14): „Unmittelbar nach vollzogener Embryosackdifferenzierung sind auch bei diesen Vertretern stets nur drei und zwar einzellige Antipoden vorhanden“. Die Vermehrung der Antipoden ist zweifellos ebenso wie ihre hypertrophische Ausgestaltung eine sekundäre Erscheinung, die in sehr verschiedenen Formenkreisen selbständig herausgebildet worden ist.

Die polare Gleichheit der oberen und unteren Hälfte des Embryosackes, die oft im ausgebildeten Zustande, noch deutlicher aber in der Entwicklung hervortritt, ist eine Erscheinung, die verständlich ist, wenn homologe Organe an beiden Polen entwickelt werden. Diese Eigentümlichkeit tritt nicht nur in der normalen Entwicklung in der Regel deutlich hervor; sie kann sich auch bei abnormer Entwicklung ganz verblüffend äußern. DAHLGREN (1916) fand bisweilen bei *Lysimachia vulgaris* die Antipoden sehr vergrößert und er bildet einen Schnitt ab (Fig. 21), in welchem zwei Antipoden liegen, die in Größe und Form, insbesondere aber in der Stellung der Vakuolen den in demselben Schnitte liegenden Synergiden ganz außerordentlich ähnlich sind. Einen abnormen sechskernigen Embryosack fand ferner CHIARUGI (1925) bei *Helianthemum alpestre*, der an seinen Enden je zwei nebeneinanderliegende Zellen enthielt und zwischen diesen und der zentralen Vakuole lag je ein freier Kern. Augenscheinlich hatte sich derjenige Kern, der normalerweise den Eikern und den oberen Polkern erzeugt, nicht geteilt und merkwürdigerweise war auch derjenige Kern, der sonst den unteren Polkern liefert, ungeteilt geblieben.

Hier muß auch darauf hingewiesen werden, daß in manchen Fällen auch eine Antipodenzelle beschrieben wurde, die das Aussehen einer Eizelle hatte. Der erste diesbezügliche Befund, der in der Literatur angegeben wurde, ist allerdings zweifelhaft. CHAMBERLAIN (1895) glaubte in der untersten Antipodenzelle von *Aster Novae Angliae* bisweilen die Bildung einer zweifellosen Eizelle festgestellt zu haben. Indes konnte OPERMAN (1905) bei dieser Art keine solche Antipodenzelle finden, fand jedoch bei *Aster undulatus* einmal einen Embryosack, der über der Antipodengruppe eine untere Eizelle und einen zu dieser gehörenden Zentralkern aufwies. Dieser untere Eikern wurde sogar befruchtet. Die Nachuntersuchung, die PALM (1914b; vgl. auch 1915, S. 82) und CARANO (1921) der Art *Aster Novae Angliae* widmeten, machen es jedoch wahrscheinlich, daß hier von einem echten Antipodenei nicht die Rede sein könne. Wenn in der Antipodialregion ein Ei auftritt, gehört es einem zweiten Embryosack an, der entweder aposporischen Ursprunges ist oder einer zweiten Makrospore entstammt. (Vgl. auch die Angaben über *Bellis perennis* bei CARANO 1913b, 1921 und PALM 1915.) Wenn auch

in diesen Fällen kein wirkliches Antipodenei vorliegen dürfte, so ist doch ein solches bisweilen bei *Ulmus americana* gefunden worden (SHATTUCK 1905), wo es auch zu einem chalazalen Embryo werden kann (vgl. S. 471, Abb. 60, Fig. 7—9). Allerdings darf nicht verschwiegen werden, daß *Ulmus americana* ihren Embryosack nach dem *Lilium*-Typus, also aus vier Makrosporen entwickelt und eine Pflanze zu sein scheint, bei welcher eine gewisse Freizügigkeit in der Differenzierung ihrer Elemente herrscht, wo also auch die Ausbildung eines Antipodeneies nicht unbedingt auf eine Homologie mit der oberen Eizelle hinzudeuten braucht.

Gewisse Erscheinungen können auch die Frage veranlassen, ob nicht auch in physiologischer Hinsicht eine gewisse polare Gleichheit zwischen der oberen und unteren Embryosackhälfte erkennbar ist. Am deutlichsten ist diese polare Gleichheit bei den Polkernen ausgeprägt. Gerade die Variabilität, die in der Reihenfolge der Verschmelzung der Kerne bei der doppelten Befruchtung zutage tritt, zeigt, daß der obere und untere Polkern dieselbe Anziehungskraft für den Spermakern haben. In diesem Zusammenhang ist ferner die Erscheinung der echten Chala-zogamie von Interesse, die nach PORSCH darauf hindeutet, daß bei den ursprünglichen Angiospermen auch das untere Archegon „noch sexuell war und naturgemäß auf das Pollenschlauchende noch einen sexuellen Reiz ausübte“. Auch auf das Vorkommen der „Homöogamie“, das VAN TIEGHEM (1896a) bei *Balanophora indica* beschrieben hat, darf hier hingewiesen werden. Hier beobachtete nämlich dieser Forscher die merkwürdige Erscheinung, daß das Pollenschlauchende bald zu der mikropylaren, bald zu der antipodialen Zellgruppe heranwächst, welche infolge der U-Form des fertigen Embryosackes nebeneinander liegen. VAN TIEGHEM glaubt sogar, daß die beiden Zellgruppen sich vollkommen ersetzen und entweder die ursprüngliche Eizelle oder die mittlere Antipoden-zelle den Embryo bilden kann, was denn doch zweifelhaft sein dürfte. Auch bei einigen anderen Angiospermen kommt es ausnahmsweise vor, daß Pollenschläuche nicht in normaler Weise am mikropylaren Ende in den Embryosack eindringen, sondern auf der Außenseite desselben bis in die Antipodialgegend wachsen, wie es bei *Myricaria* (FRISENDAHL 1912), *Myosurus* (MANN 1893), *Nigella* (v. DERSCHAU 1918) u. a. gelegentlich gesehen wurde. Ob man in diesen Fällen eine sexuelle Anziehungskraft des unteren Archegons zur Erklärung heranziehen darf, dürfte wohl fraglich sein. Wenn dem Pollenschlauche aus irgendeinem Grunde das Eindringen in eine der Synergiden versagt ist, kann er doch nicht viel anders als auf der Außenseite des Embryosackes hinabwachsen; ferner wird man kaum den hypertrophierten Antipoden der genannten Ranunculaceae eine sexuelle Anziehungskraft zuschreiben können. Etwas bedeutsamer erscheint dagegen schon die Beobachtung, daß bei *Nigella arvensis* ein Antipodenkern männliche Kerne in sich aufnehmen kann (v. DERSCHAU 1918).

Die Polkerne des normalen Angiospermenembryosackes sind nach PORSCH den Bauchkanalkernen zweier Archegonien vergleichbar. Die Ontogenie des Eiapparates stimmt insofern mit dieser Auffassung überein, als wir wissen, daß der Ei- und der obere Polkern Schwesterkerne sind. Andererseits bildet der Umstand eine Schwierigkeit, daß bei den Gymnospermen der Bauchkanalkern oberhalb des Eikernes liegt, bei den Angiospermen aber unterhalb desselben. Wir müssen also anscheinend

annehmen, daß in der Phylogenie des Eiapparates ein Platzwechsel stattgefunden hat, der in der Ontogenie des Ei- und Antipodenapparates nicht mehr nachzuweisen ist. Wir berühren damit ein von WENT (1910) geäußertes Bedenken: „Es mag indessen nicht leicht erklärlich sein, daß dann Eizelle und Bauchkanalzelle ihre Stelle gewechselt haben.“ Dieser Schwierigkeit ist sich PORSCH bewußt, denn er weist (1907, S. 9 und Anm. 18) ausdrücklich auf jene Fälle hin, wo bei Gymnospermen gesehen wurde, daß der Bauchkanalkern auch seitlich oder unterhalb des Eikernes liegt. Der Bauchkanalkern wird „auch mit Recht von manchen Autoren für einen zweiten Eikern gehalten, wie er ja auch entwicklungsgeschichtlich ein Schwesterkern des Eikerns ist“. Durch diesen Hinweis verliert aber der Einwand vom Platzwechsel an Bedeutung. Ei- und Bauchkanalkern sind ebenso wie die beiden Spermakerne des Pollenkornes oder Pollenschlauches Sexualkerne. Bei der phylogenetischen Entstehung des Angiospermenarchegons einen Platzwechsel vorauszusetzen, erscheint vielleicht gar nicht notwendig; oder wenn man ihn schon annimmt, erscheint er durch die gänzlich anderen Raumverhältnisse im Eiapparat der Angiospermen verständlich.

Für die Homologisierung der Polkerne mit den Bauchkanalkernen der Gymnospermen können auch die physiologischen Fähigkeiten beider herangezogen werden. Die Polkerne sind jeder in gleicher Weise befähigt, Spermakerne aufzunehmen. Daß ihnen die Fähigkeit zukommt, einen sexuellen Reiz auf den männlichen Apparat auszuüben, zeigt speziell auch eine Beobachtung bei BENSON, SANDAY und BERRIDGE (1906), auf die PORSCH (1907b, S. 48) hingewiesen hat. Bei *Carpinus betulus* kann nämlich der durch die Chalaza eindringende Pollenschlauch eine zum sekundären Embryosackkern gerichtete Ausstülpung treiben, aus welcher der für diesen Kern bestimmte Spermakern austritt. Dafür, daß auch den Bauchkanalkernen Sexualcharakter — und zwar weiblicher — zukommt, sprechen diejenigen Befunde, welche festgestellt haben, daß sie mit einem Spermakern verschmelzen können. Dies wurde bei *Abies balsamea*, ferner bei *Ephedra trifurca* und *campylopus* tatsächlich gesehen, bei einer Anzahl anderer Gymnospermen wurde die Verschmelzung für wahrscheinlich oder doch für möglich gehalten¹⁾. Ferner kann sich der Bauchkanalkern, wie bei einer ganzen Anzahl von Gymnospermen beobachtet ist, teilen, ja es kann sogar aus ihm ein mehrzelliges Gewebe hervorgehen, für dessen Entstehung wahrscheinlich die Anregung durch die Aufnahme eines Spermakernes verantwortlich zu machen ist. In diesem aus dem Bauchkanal hervorgehenden Kern- oder Zellkomplex sieht PORSCH den phylogenetischen Ursprung des Endosperms der Angiospermen. Dieses ist daher für PORSCH eine embryonale Bildung, ein Produkt eines echten Sexualaktes, so wie es bereits NAWASCHIN (1898a) angenommen hat.

Inwieweit stehen nun die Befunde bei den Angiospermen mit dieser Auffassung im Einklang? Bei diesen entsteht in der Regel das Endosperm aus einer Verschmelzung von drei Kernen, wobei die Reihenfolge des Verschmelzens verschieden sein kann. Die beiden Polkerne können zuerst miteinander verschmelzen und dann den Spermakern aufnehmen, sie können sich alle annähernd gleichzeitig vereinigen, es kann der Sperma-

¹⁾ Vgl. darüber die im Bande: Embryologie der Gymnospermen dieses Handbuchs angegebene Literatur.

kern mit dem oberen Polkern oder auch sogar mit dem unteren Polkern verschmelzen (*Adonis autumnalis*, *Asclepias Cornuti*) und zu diesem Verschmelzungsprodukt der zweite Polkern hinzutreten. In manchen Fällen ist sogar innerhalb engerer Verwandtschaftskreise, sogar in derselben Art die Reihenfolge der Verschmelzung Schwankungen unterworfen. In manchen dieser Fälle entscheidet es wohl der Zeitpunkt, in welchem Befruchtung eintritt, ob der zweite Spermakern die noch getrennten oder schon vereinigten Polkerne antrifft (vgl. im übrigen die Ausführungen auf S. 309). Daß der zweite Spermakern nur mit dem einen Polkern verschmilzt und der zweite Polkern nicht der Vereinigung beitrifft, mag wohl hier und da vorkommen, ist aber innerhalb des Normaltypus sicher etwas Abnormes. Dagegen entsteht bei den meisten *Oenotheraceae*, wo aus einer Makrospore ein vierkerniger, also nur ein Archegonium enthaltender Embryosack gebildet wird, das Endosperm stets nur aus einem befruchteten Polkern. In dem Umstand nun, daß bei den Angiospermen die Vereinigung eines Spermakernes mit einem Polkern zur Endospermbildung genügt, sieht PORSCH eine Unterstützung seiner Auffassung von der Entstehung des Endosperms.

Zweifelloos bietet die Deutung des Endosperms in Zusammenhang mit seiner Entstehung durch eine Dreifachverschmelzung eine gewisse Schwierigkeit. Wenn es als eine verspätete Prothalliumanlage aufgefaßt wird, so müssen wir uns fragen, woher kommt die Auslösung durch das Hinzutreten eines Spermakernes. Diese ist dann offenbar etwas Sekundäres oder wie sich SARGANT (1900) ausdrückt „an interpolation in the history of the prothallus which needs explanation“. Wenn jedoch das Endosperm ein modifizierter Embryo ist, der aus einer befruchteten weiblichen Sexualzelle entsteht, haben wir über den Zutritt des unteren Polkernes Rechenschaft zu geben. Dieser Alternative, die sich so ziemlich mit der sooft erörterten Frage deckt, ob das Endosperm ein Gametophyt oder ein Sporophyt ist (vgl. auch COULTER 1911), entgehen wir auch dann nicht, wenn wir es mit TRELEASE (1916) weder als das eine noch als das andere, sondern als ein drittes, als ein Ding für sich, als einen Xeniophyten bezeichnen. Unter diesem können wir uns ja doch nur einen modifizierten oder vielleicht monströsen Embryo vorstellen.

PORSCH muß nun von seinem Standpunkte aus das Endosperm für eine embryonale, sporophytische oder, wenn wir wollen xeniophytische Bildung halten. Die beiden Polkerne sind ihm ja weibliche Sexualkerne, beide haben die gleiche Affinität zu dem hinzutretenden Spermakern und verschmelzen daher in der Regel mit ihm. Diese Vorstellung hat keine grundsätzliche Schwierigkeit zu überwinden, seit wir wissen, daß sich hier und da auch zwei Sexualkerne mit einem dritten von entgegengesetzter Sexualität vereinigen können, wie z. B. in der von NEMEC (1912) beobachteten dispermatistischen Befruchtung des Eikernes von *Gagea*. Wir können uns sogar vorstellen, daß den beiden Polkernen eine abgeschwächte weibliche Sexualität zukommt, die durch die Vereinigung mit einem einzigen männlichen Sexualkern neutralisiert wird. Jedenfalls ist vom Standpunkt PORSCHS die Verschmelzung eines Polkernes mit dem Spermakern und anschließend die Aufnahme des zweiten Polkerns, ferner auch die gleichzeitige Vereinigung aller drei Kerne verständlich. Den häufigen Fall aber, daß die beiden Polkerne, und zwar oft schon sehr früh, vor Zutritt des Pollenschlauches

verschmelzen und von diesem Verschmelzungskern später der Spermakern aufgenommen wird, muß PORSCH für eine Neuerwerbung der Angiospermen halten, welche, wie das Vorkommen der beiden anderen Verschmelzungsweisen zeigt, noch nicht gleichmäßig befestigt ist (vgl. darüber auch die Ausführungen bei SCHAFNER 1908)¹⁾.

Daß bei gewissen Gymnospermen Bildungen bekannt sind, die an das Endosperm der Angiospermen erinnern, wurde bereits oben erwähnt. Soweit ihre Entstehung von den Bauchkanalkernen ausgeht, betrachtet sie PORSCH als phylogenetische Anfänge eines echten, mit dem der Angiospermen vergleichbaren Endosperms.

Es darf in diesem Zusammenhang auch angeführt werden, daß BERRIDGE (1907) annimmt, daß bei *Ephedra* durch Teilung von Kernen, die aus Deckzellen in die Archegonien eintreten, in diesen „apogame Embryonen“ erzeugt werden. BERRIDGE setzt nun diese letzteren dem Endosperm der Angiospermen homolog und deutet daher die Polkerne als Deckzellen, während er die Eizelle der Angiospermen als ein auf die Initiale reduziertes Archegonium und die Synergiden und die Antipoden als Prothalliumzellen betrachtet (vgl. darüber auch die Kritik bei SARGANT 1908, S. 133f.).

PORSCH hat bei Aufstellung seiner Hypothese sich das Ziel gesetzt, den Normaltypus des Angiospermenembryosackes phylogenetisch verständlich zu machen. Auf die übrigen Embryosacktypen ist er nicht eingegangen, ein, wie früher erwähnt wurde (S. 556), gerechtfertigter Standpunkt. Immerhin ist es von Interesse, ja notwendig auch die aberranten Typen des Angiospermenembryosackes einer vergleichenden Betrachtung in diesem Zusammenhange zu unterziehen. Wie früher gezeigt wurde (S. 250), ist der bei fast allen Embryosacktypen charakteristische Zug darin zu sehen, daß Vierergruppen, das sind Gruppen von drei Zellen und einem freien Kerne, gebildet werden. Diese Vierergruppen finden sich im Embryosack von *Oenothera*, von *Lilium*, von *Scilla* und in den 16-kernigen Embryosäcken von *Euphorbia*, *Gunnera* und *Penaea* usw., sie treten bei den meisten doch so reduzierten Podostemaceen-Embryosäcken auf und fehlen eigentlich nur in den merkwürdigen Embryosäcken von *Peperomia*, *Dicraea* und *Plumbagella*. Wir dürfen also doch wohl mit Recht sagen, daß auch in den abgeleiteten Embryosacktypen die Vierergruppe, also das Archegonium nach PORSCHS Deutung, mit großer Zähigkeit festgehalten wird. Vielleicht noch bedeutender als das Vorkommen der Vierergruppe in den genannten Embryosäcken, erscheint der Umstand, daß auch in fast allen parthenogenetischen, auch in den aposporisch gebildeten Embryosäcken die Vierergruppe auftritt; denn in diesen Embryosäcken hat doch sicher die Differenzierung durch den Wegfall der Befruchtung zum guten Teile ihre Bedeutung und ihren Sinn verloren. Wir können also gerade auf Grund der Betrachtung der abnormen und der apomiktischen Embryosäcke mit vollem Recht die Behauptung aufstellen, daß nicht die einzelne Zelle und der einzelne Kern, sondern die Vierergruppe den Baustein für den weiblichen Gametophyten der Angiospermen bildet.

¹⁾ Eine vergleichende Untersuchung über die Verbreitung der verschiedenen Verschmelzungsweisen bei der Dreifachverschmelzung im System wäre sehr erwünscht.

Allerdings darf nicht verschwiegen werden, daß einzelne der abnormen Embryosacktypen vom Standpunkt der Archegon-Theorie aus dem Verständnis Schwierigkeiten bereiten. Hierzu gehört in erster Linie der *Lilium*-Typus. Hier werden sämtliche vier Makrosporenkerne zum Embryosack, so müssen wir uns wenigstens ausdrücken, wenn wir uns der COULTERSchen Definition des Begriffes Makrospore anschließen, und bei so einem Embryosacke wie der von *Smilacina stellata* können wir wohl nicht anders, da hier wirklich zunächst durch deutliche Wände oder doch Plasmagrenzen geschiedene Makrosporenzellen gebildet werden (MAC ALLISTER 1909), die später durch Resorption dieser Grenzen in ein vierkerniges Embryosackstadium vereinigt werden. Wenn nun jeder dieser vier Makrosporenkerne eine eigene Vierergruppe erzeugte, so ist diese Erscheinung verständlich: jede Makrospore verhält sich so wie die Makrospore von *Oenothera*, sie bildet nur ein einziges Archegonium aus. Aber bei *Smilacina stellata* entstehen nur zwei terminale Vierergruppen, jeder Makrosporenkern teilt sich nur ein einzigesmal und die Tochterkerne und je zwei Paare derselben bilden ein Archegon vom gewöhnlichen Aussehen. Ähnliche Überlegungen gelten natürlich auch von den anderen Embryosäcken des *Lilium*-Typus, wenn wir sagen, daß sie aus vier Makrosporen aufgebaut sind. Aus dieser Schwierigkeit kann uns nur die Vorstellung heraushelfen, daß denn doch der *Lilium*-Typus etwas sehr Abgeleitetes ist, eine Struktur, auf welche die vom Normaltypus herstammenden Begriffe der Sporenbildung und der Sporenentwicklung nicht mehr anwendbar sind, weil ein Reduktionsvorgang die Zahl der Teilungen herabgesetzt und damit die Trennung dieser Begriffe unmöglich gemacht hat. Von diesem Standpunkte aus ist es von besonderem Interesse, daß auch in solchen so sehr abgeleiteten Gametophyten an der offenbar fest verankerten Bildung der Vierergruppen festgehalten wird.

Die Bildung von Vierergruppen unterbleibt im Angiospermen-embryosack überhaupt nur in den wenigen genannten Fällen vollständig, die hier noch kurz besprochen werden sollen.

Was zunächst *Dicraea* betrifft, so ist hier tatsächlich nur eine Synergide vorhanden, welche die Schwesterzelle der Eizelle ist (vgl. darüber S. 202 u. Abb. 24, Fig. 7—11). Die „Archegonstruktur“ ist hier nicht mehr vorhanden. Sehen wir ganz davon ab, daß die Angaben über *Dicraea elongata* auf Grund eines kleinen Untersuchungsmateriales entstanden und daher vielleicht doch nicht ganz zuverlässig sind, so kommt ihnen doch nur die Bedeutung einer z. T. verständlichen Ausnahmeerscheinung zu. Der Gametophyt der Podostemonaceae erweist sich im allgemeinen als so außerordentlich reduziert, daß es eigentlich nicht viel zu bedeuten hätte, wenn wir hier überhaupt keine Vergleichsmöglichkeit mit normalen Embryosäcken fänden. Wenn aber trotzdem bei allen untersuchten Vertretern der Familie mit Ausnahme von *Dicraea* eine richtige Vierergruppe erscheint, so beweist dies ganz schlagend die phylogenetische Zähigkeit dieser Struktur (vgl. auch WENT 1910).

Unter den 16-kernigen Embryosäcken werden bei *Peperomia* keine typischen Vierergruppen gebildet. Zur Erklärung dieses Falles kann vielleicht die von RUTGERS (1923) gegebene Erklärung beitragen (vgl. darüber die Ausführungen auf S. 251 f.).

Bei der Beurteilung des Falles von *Plumbagella*, wo ebenfalls keine Vierergruppe entsteht, kann ebenfalls die weitgehende Ableitung dieses

Typus hervorgehoben werden, die von vornherein ein Verschwinden des normalen Baues verständlich macht. Der Entdecker dieses Embryosacktypus hat übrigens noch auf eine besondere Erscheinung aufmerksam gemacht, nämlich auf eine sehr große Variabilität im Bau und in der Verwendung der Elemente des vierkernigen Embryosackes. Vielleicht steht diese Eigentümlichkeit mit der Reduktion in innigstem Zusammenhang: die ererbte Bildung von Vierergruppen ist verschwunden und ein neuer Bauplan, der sich als vollkommen funktionsfähig erweist, noch nicht gefunden.

Wir sehen also, daß die Archegontheorie immerhin im großen und ganzen auch den abnormen Typen des Angiospermenembryosackes gerecht wird, wenn wir diese als abgeleitet betrachten, und daß sie so aufgefaßt werden müssen, wurde im früheren an verschiedenen Orten betont. Vor allem muß zu gunsten der Archegontheorie hervorgehoben werden, daß auch bei den abnormen Embryosackbildungen die Tendenz, Vierergruppen zu bilden, deutlich ist. Die wenigen Ausnahmen, wo keine Vierergruppen gebildet werden, sind weitgehend abgeleitet und durch sie wird die morphologische Grundregel, daß die Vierergruppe der typische Baustein des Angiospermenembryosackes ist, nicht beeinflusst. An dieser Tatsache darf natürlich eine Hypothese, welche für die Elemente des Embryosackes Homologien finden will, nicht vorübergehen, und darin liegt der wesentliche Fortschritt, welchen die Hypothese PORSCHS gegenüber allen anderen Erklärungen bedeutet. Sie ist mit anderen Worten die einzige Erklärung, welche die berechtigte Forderung, daß eine solche Hypothese die normale Ausgestaltung des Embryosackes erklären muß, erfüllt.

In neuerer Zeit hat allerdings auch SCHÜRHOFF (1919a, 1926b) den Versuch gemacht, den Eiapparat der Angiospermen mit dem Archegon zu homologisieren. Er nimmt jedoch an, daß von diesem nur mehr die Eizelle und die Bauchkanalzelle bei den Angiospermen erhalten sei, letztere als eine der beiden Synergiden. Die zweite ist ihm eine Prothalliumzelle und ebenso entsprechen die Antipoden abgegrenzten Prothalliumzellen, während die Polkerne freie Prothalliumkerne sind, welche die Prothalliumbildung ganz im Sinne von STRASBURGER nach der Befruchtung zu Ende führen. Die Synergiden wären somit verschiedenen Ursprunges und dieser Autor sucht vor allem diese Ansicht auf verschiedene Art zu stützen. Er sucht nach Befunden, wo die Synergiden keine Schwesterzellen sind, weist darauf hin, daß meist nur eine Synergide den Inhalt des Pollenschlauches aufnimmt, während die andere ganz anderes Verhalten zeigt, sucht nach Fällen, wo nur eine Synergide vorhanden ist und wo die eine Synergide nur als freier Kern vorhanden ist usw. Das Material, das SCHÜRHOFF zusammenbringt, ist vor allem deshalb nicht beweiskräftig oder wenigstens nicht sehr überzeugend, weil es von Fällen her stammt, die außerhalb des typischen Verhaltens der Angiospermen stehen. Der *Peperomia*-Embryosack besitzt eine Synergide, welche wenigstens nach einer Ansicht die Schwesterzelle der Eizelle ist. Dieser Fall ist nur dann für SCHÜRHOFFS Hypothese beweisend, wenn der *Peperomia*-Embryosack eine primitive Struktur ist. Bei dem achtkernigen Embryosack von *Piper subpellatum* fand PALM (1915, S. 44) statt eines gewöhnlichen Embryosackes einen solchen mit nur einer Synergide neben der Eizelle. Es handelt sich nach PALM um einen Ausnahmefall, der dann zustande kommen dürfte, wenn im vier-

kernigen Stadium ein Kern am mikropylaren und drei am chalazalen Ende liegen. Ebenso wenig sind die Fälle beweisend, wo eine Synergide, die anfangs abgegrenzt ist, nackt werden und sich mit dem Polkern verbinden soll wie bei *Cypripedium* und *Gastrodia*, vorausgesetzt, daß diese Angaben überhaupt richtig sind. Noch weniger sind die Unregelmäßigkeiten, die MURBECK an Alchemillen beobachtet hat, für die Ansicht SCHÜRHOFFS verwertbar, daß die Synergiden verschiedenen Ursprunges sind, handelt es sich doch hier um parthenogenetische Embryosäcke, die zweifellos eine Neigung zu solchen Unregelmäßigkeiten haben. Ein sicheres Beispiel dafür, daß in einem normalen Embryosack die eine Synergide eine Schwester der Eizelle ist, vermag auch SCHÜRHOFF nicht zu bringen und damit fehlt die wichtigste Grundlage für seine Hypothese (vgl. auch S. 571; ferner die scharfe Kritik bei LANGLET 1925, 1927). Eine günstige Folge dürfte jedoch SCHÜRHOFFS Hypothese doch haben, nämlich die, daß bei künftigen Untersuchungen auf die Einzelheiten in der Ontogenie des Eiapparates genauer geachtet wird, denn die Zahl derjenigen Befunde, welche in einwandfreier Weise sichergestellt haben, daß die Synergiden Schwesterzellen sind, ist zweifellos sehr gering¹⁾.

SCHÜRHOFF vertritt übrigens die Ansicht (1926b), daß der Embryosack der Angiospermen nicht von dem irgend einer Gymnospermengruppe abzuleiten sei, sondern nimmt an, daß sich die Angiospermen und Gymnospermen unabhängig voneinander aus den Archegoniaten entwickelt hätten, er meint also mit anderen Worten, daß der Übergang von der selbständigen Lebensweise des weiblichen Prothalliums zur endoprothallischen im Sinne VAN TIEGHEMS oder — was auf dasselbe hinausläuft — die Entstehung der Samenanlage mindestens zweimal erfolgte. Die Ähnlichkeiten, die zwischen den Gymnospermen und Angiospermen bestehen, seien als Ausdruck analoger Entwicklungstendenz, nicht genetischer Beziehungen zu werten. Von dieser Ansicht ausgehend, die wohl kaum deshalb viel Anklang finden wird, weil sie andere Übereinstimmungen zwischen Gymnospermen und Angiospermen, insbesondere die Gemeinsamkeit des Pollenschlauches vernachlässigt, stellt sich SCHÜRHOFF die Entstehung des Gametophyten der Angiospermen folgendermaßen vor: Die hypothetische Urform besaß ein sich zellular entwickelndes Prothallium, in welchem ein Archegonium mit Ei und Bauchkanalzelle ausgebildet war. Im Verlaufe der Phylogenie erfolgt eine Reduktion des Prothalliums, wobei sich die Zahl der Kernteilungen verminderte und der Übergang zur nuklearen Bildungsweise stattfand. Diese letztere erklärt den synchronen Ablauf der Kernteilungen. Die langgestreckte Form bedingt ferner die Entstehung einer zentralen Vakuole, welche die polare Lagerung der anfänglich freien Kerne und der späteren Zellen bedingt. Von dem mikropylaren Archegonium erhält sich nebst dem Eikern der Bauchkanalkern, der, wie erwähnt, nach SCHÜRHOFF eine Synergide liefert. Der *Peperomia*-Embryosack erscheint ihm in mehrfacher Weise als primitiv, insofern als er tatsächlich nur eine Eizelle und eine Synergide enthält, als die Zahl der Kerne immerhin noch 16 beträgt und

¹⁾ LANGLET (1927) suchte diejenigen Arten aus der Literatur zusammen, bei welchen „deutlich ersichtlich“ ist, daß die Synergiden Schwesterzellen sind, und fand nur zwölf, denen er als neu zwei weitere hinzufügt. Diese 14 Arten gehören sechs weit auseinanderliegenden Familien an.

wenigstens bei *Peperomia hispidula* 14 freie Kerne vorhanden sind. Der normale Embryosack ist für ihn abgeleitet, insofern als zur ursprünglichen Synergide noch eine zweite hinzutritt, als Zellbildung auch am chalazalen Pole stattfindet und daher der sekundäre Embryosackkern nur aus zwei freien Kernen hervorgeht.

Von unserem Standpunkte aus können wir nur wiederholen, daß ein *Peperomia*-Embryosack niemals als primitiv gelten kann, denn er entsteht aus einer Coeno-Makrospore. Die Hypothese SCHÜRHOFFS erklärt ferner nicht die ganze Entwicklung und den Bau des Embryosackes, insbesondere nicht, warum die Antipoden in der Dreizahl auftreten oder doch in der Dreizahl angelegt werden. Sie erklärt vor allem auch nicht die fast allen Embryosäcken gemeinsame Tendenz, „Vierergruppen“ zu bilden, mithin nicht die am meisten charakteristischen und wesentlichen Merkmale des Angiospermenembryosackes.

Nachträge

Zu Seite 2.

Nach HEIMLICH (1927) fungieren bei *Cucumis sativus* die „primary sporogenous cells“, also die Pollenurmutterzellen direkt als die Pollenmutterzellen. Nach GUÉRIN (1927) zeigt ferner unter den Liliaceae die Gattung *Sansevieria* dasselbe Verhalten.

Zu Seite 7.

Bei folgenden Liliaceae verläuft die Teilung der Pollenmutterzelle succ.: *Veratrum album* (N. WAGNER 1917), *Scilla japonica*, *Liriope graminifolia* (SHIMOTOMAI 1927), *Sansevieria* sp. sp. (GUÉRIN 1927); ebenso wahrscheinlich bei *Anigodanthus flavidus* (Amaryllidaceae?) nach STENAR (1927a).

Zu Seite 23.

Die Teilung der Pollenmutterzellen durch Furchung wurde in jüngster Zeit auch bei folgenden Pflanzen festgestellt: *Beta vulgaris* (ARTSCHWAGER 1927), *Myrica rubra*, *Carica papaya*, *Aucuba japonica* (SUGIURA 1927), *Helleborus foetidus* (N. WAGNER 1927), *Oenothera sinuata* (SINOTÔ 1927), *Solanum tuberosum* (STOW 1927), *Cucumis sativus* (HEIMLICH 1927).

Zu Seite 33 f.

KOSMATH (1927) findet bei 36 Arten, die sich auf 17 Familien verteilen, daß die den Lokulus auskleidende Innenwand des Antherentapetums eine ähnliche chemische Beschaffenheit besitzt, wie sie von der Exine des Pollens bekannt ist. Sie bezeichnet diese chemisch widerstandsfähige Membran, die auch nach dem Verschwinden des Tapetums oft noch lange erhalten ist, mit dem Namen Pollensackhäutchen.

Zu Seite 34 ff.

P. CLAUSEN (1927) fand ein amöboides Tapetum bei *Sagittaria sagittaeifolia*, *Alisma plantago*, *Butomus umbellatus*, *Limnocharis Humboldtii*, *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Triglochin maritimum*, *Ouvirandra* sp., *Potamogeton natans*, *Tradescantia fluminensis*, *Arum maculatum*, *Zantedeschia aethiopica*, *Anthurium* sp. (dagegen nicht bei *Acorus calamus*), *Sparganium simplex*, *Typha latifolia*. Im einzelnen zeigte dieses amöboide Tapetum sehr verschiedenes Verhalten und CLAUSEN unterscheidet je nach dem Zeitpunkt, in welchem die Tapetumzellen amöboid werden, je nachdem sie zu einem Periplasmodium verschmelzen oder nicht, und je nach dem Verhalten der Zellkerne vier verschiedene Typen.

Eine ähnliche Variabilität findet CHIARUGI (1927 c) in der Familie der Compositae, wo er ein amöboides Antherentapetum bei *Erigeron alpinus*, *Melitella pusilla*, *Chrysanthemum alpinum*, *Anthemis alpina* und *Achillea clavenae* feststellt. Ein amöboides Tapetum ist ferner bei *Knautia neglecta* vorhanden.

Ein amöboides Tapetum wird ferner von PODDUBNAJA (1927) bei *Echinops sphaerocephalus*, *Carduus crispus*, *Centaurea cyanus* und *scabiosa* angegeben.

Nach STENAR (1927 a) wird bei *Anigosanthus flavidus* ein echtes Periplasmodium in den Antheren gebildet.

Zu Seite 44 f.

Nach PODDUBNAJA (1927) wird bei den Compositen *Echinops sphaerocephalus*, *Carduus crispus*, *Centaurea cyanus* und *scabiosa* in normaler Weise die generative Zelle gebildet, die sich noch im Pollenkorn in zwei Spermazellen teilt. In diesen degeneriert schon im Pollen das Zytoplasma, so daß der Pollen dann nur nackte Spermakerne enthält.

Zu Seite 44.

Über die Entstehung der generativen Zelle im Pollenkorne von *Scirpus* brachte die jüngste Arbeit PIECHS (1927), ferner eine von HÅKANSSON (1927 b) durchgeführte Untersuchung die erwünschte Klarheit. Zwischen den Tochterkernen des primären Pollenkernes wird eine Zellplatte angelegt, welche sich während ihres Wachstums um den generativen Kern herumwölbt und so das Eigenplasma der generativen Zelle aus dem Plasma des Pollenkornes Herausschneidet.

Zu Seite 80.

Elatinaceae. Im Gegensatz zu JÖNSSON fand FRISENDAHL (1927) bei *Elatine*, daß die Samenanlage in einem sehr jungen Höckerstadium einige subepidermale Zellen enthält, die nach ihrem Aussehen als „potentielle Archesporzellen“ zu deuten sind. Später, wenn sich die Samenanlage zu krümmen beginnt, treten zwei oder drei zentral gelegene Archesporzellen stärker hervor; die übrigen erscheinen unterdrückt und liegen als eine subepidermale Schichte zwischen der Epidermis des Nuzellus und den fungierenden Archesporzellen, von denen weiterhin nur eine in Synapsis tritt und Makrosporen ausbildet. Vorausgesetzt, daß die beobachteten Stadien richtig beurteilt und nicht variable Archesporverhältnisse in eine kontinuierliche Reihe umgedeutet wurden, kann man somit bei *Elatine* nicht von Deckzellen im gewöhnlichen Sinne sprechen.

Zu Seite 84.

Umbelliferae. Bei *Heracleum granatense* treten sowohl in den fertilen, als auch in den sterilen Samenanlagen 5—7 Embryosackmutterzellen auf (LIEHR 1927). Bei *Azorella trifurcata* 2—3, bei *Boulesia tenera* 6 oder 7 Archesporzellen, die ohne Bildung von Deckzellen zu Embryosackmutterzellen werden (HÅKANSSON 1927).

Zu Seite 87.

Compositae. Ein mehrzelliges Archespor fand CHIARUGI (1927 b) bei *Chrysanthemum alpinum*, *Anthemis alpina* und *Achillea clavenae*, wogegen *Erigeron alpinus*, *Bellidiastrum Micheli* und *Melitella pusilla* nur eine Archesporzelle aufwiesen.

Zu Seite 112.

Liliaceae. Bei *Fourcraea andina* wird nach NEVINS (1927) A zum Embryosack (nur ausnahmsweise eine andere Makrospore).

Zu Seite 172.

Eine Zusammenstellung der Pflanzen, in deren Embryosack Stärke beobachtet worden ist, brachte in jüngster Zeit DAHLGREN (1927a), der sich ebenfalls gegen die Vermutung D'HUBERTS, daß eine Korrelation zwischen dem Stärkegehalt des Embryosackes und Sukkulenz bestehe, ablehnend stellt.

Ergänzung der Aufzählung auf Seite 217—244.

Chenopodiaceae.		
<i>Beta vulgaris</i>	N.-T.	OKSIJUK 1927
Nyctaginaceae.		
<i>Oxybaphus nyctagineus</i>	N.-T.	ROCÉN 1927 ¹⁾
<i>micranthus</i>	N.-T.	" 1927
<i>Bougainvillea glabra</i>	N.-T.	" 1927
<i>Mirabilis jalappa</i>	N.-T.	" 1927
Basellaceae.		
<i>Basella alba</i>	N.-T.	ROCÉN 1927
<i>Ullucus tuberosus</i>	N.-T.	" 1927
Portulacaceae.		
<i>Calandrinia discolor</i>	N.-T.	ROCÉN 1927
<i>Montia rivularis</i>	N.-T.	" 1927
Caryophyllaceae.		
<i>Agrostemma githago</i>	N.-T.	ROCÉN 1927
<i>Silene nutans</i>	N.-T.	" 1927
<i>Frywaldskyana</i>	N.-T.	" 1927
<i>acaulis</i>	N.-T.	" 1927
<i>Gypsophila perfoliata</i>	N.-T.	" 1927
<i>Tunica saxifraga</i>	N.-T.	" 1927
<i>Saponaria officinalis</i>	N.-T.	" 1927
<i>Stellaria media</i>	N.-T.	" 1927
<i>holostea</i>	N.-T.	" 1927
<i>Holosteum umbellatum</i>	N.-T.	" 1927
<i>Ammodenia peploides</i>	N.-T.	" 1927
<i>Lepyrodiclis holosteoides</i>	N.-T.	" 1927
<i>Spergula arvensis</i>	N.-T.	" 1927
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	N.-T.	" 1927
<i>Drymaria cordata</i>	N.-T.	" 1927
<i>Herniaria glabra</i>	N.-T.	" 1927
<i>Corrigiola litoralis</i>	N.-T.	" 1927
<i>Anychia dichotoma</i>	N.-T.	" 1927
Euphorbiaceae.		
<i>Acalypha australis</i>	Pep.-T. ²⁾	SATEISHI 1927
Aristolochiaceae.		
<i>Asarum europaeum</i>	N.-T.	LEEMANN 1927
Papaveraceae.		
<i>Papaver rhoeas</i>	N.-T.	WILCINS und ABELE 1927

¹⁾ Bei *Oxybaphus nyctagineus* und bei *Mirabilis jalappa* beobachtete der Autor, daß bisweilen sowohl nach der homöotypischen, als auch nach der heterotypischen Teilung keine Wandbildung stattfindet, so daß also eine Entwicklung des Embryosackes nach dem *Lilium*- oder *Scilla*-Typus vereinzelt vorkommen kann.

²⁾ Entwicklung wie bei *Penaea*.

Elatinaceae.

<i>Elatine hydropiper</i>	N.-T. od. Oen.-T. ¹⁾	FRISENDAHL 1927
" <i>triandra</i>	N.-T. od. Oen.-T.	" 1927
" <i>hexandra</i>	N.-T. od. Oen.-T.	" 1927

Umbelliferae.

<i>Azorella trifurcata</i>	Pep.-T. ²⁾	HÅKANSSON 1927
<i>Bowlesia tenera</i>	Pep.-T.	" 1927

Lennoaceae.

<i>Lennoa madreporioides</i>	N.-T.	SUESSENGUTH 1927
------------------------------	-------	------------------

Gesneriaceae.

<i>Haberlea rhodopensis</i>	N.-T.	GLIŠIĆ 1927
-----------------------------	-------	-------------

Goodeniaceae.

<i>Dampiera stricta</i>	N.-T.	BROUGH 1927
-------------------------	-------	-------------

Liliaceae.

<i>Gagea lutea</i>	Lil.-T. ³⁾	STENAR 1927 b
" <i>minima</i>	Lil.-T.	" 1927 b

Palmae.

<i>Cocos nucifera</i>	Lil.-T.	QUISUMBING und JULIANO 1927
-----------------------	---------	-----------------------------

Zu Seite 263.

FUCHS und ZIEGENSPECK (1927) gelangen auf Grund ihrer Beobachtungen an *Orchis*-Arten zu der Vorstellung, daß bei diesen der Pollenschlauch nicht stetig, sondern ruckweise weiterwächst. Nach der Bildung eines Kallosepfropfens wird das Wachstum des vordersten lebendigen Schlauchstückes eine Zeitlang sistiert. Das Schlauchende „sammelt“ gewissermaßen zum neuerlichen Vordringen osmotisch wirksame Substanz und erst dann treibt der Schlauch wieder vor.

Zu Seite 266.

Gewöhnlich scheint, wenn die Teilung der generativen Zelle oder des generativen Kernes im Pollenschlauche vor sich geht, keine normale Teilungsfigur gebildet zu werden. Bei *Elatine* dagegen, wo die Teilung der generativen Zelle bald im Pollenkorn, bald im Pollenschlauche stattfindet, stellte FRISENDAHL (1927) fest, daß auch im letzteren Falle eine deutliche und normale Teilungsspindel entsteht.

Zu Seite 277, Fußnote ²⁾.

In neuerer Zeit schenkt WOYCICKI (1926) dem auffallenden Verhalten der Pollenschläuche auf künstlichen Nährböden Beachtung. Er fand, daß durch längere Zeit auf solchen kultivierte Pollenschläuche von *Haemanthus Katharinae* korkzieherartige Windungen machen und ihr Wachstum unter Bildung von birnförmigen „Cystoiden“ einstellen. In diesen stirbt das Zytoplasma nach 6 bis 8 Tagen ab. WOYCICKI hält die Cystoiden für Kunstprodukte.

¹⁾ Neben dem N.-T., der zur Bildung eines achtkernigen Embryosackes führt, entstehen bei *Elatine* auch annähernd gleich oft vierkernige Embryosäcke. Als Ausnahmen treten überdies auf: sechskernige, ferner 16- und 32-kernige.

²⁾ Der fertige Embryosack von *Azorella trifurcata* wie bei *Penaea*, derjenige von *Bowlesia tenera* wie bei *Gunnera*.

³⁾ Modifiziert; bis zum vierkernigen Stadium normal; von den vier Kernen teilt sich der unterste nicht, sondern degeneriert; der fertige Embryosack hat zwei Antipodenzellen, von denen die untere den degenerierten Kern enthält.

Zu Seite 296.

Einen an Chalazogamie erinnernden Verlauf des Pollenschlauches beobachtete DOLL (1927) in zwei Fällen bei *Blainvillea rhomboidea*: „Der Pollenschlauch hatte schon gleich im Anfang der Mikropyle den Weg seitwärts genommen, war dann im Integument an der Grenze der plasmareichen Zellen, die an das Epithel anschließen, entlang gewachsen und schließlich von unten durch die als Haustorium fungierenden Zellreihen in den Embryosack gedrungen.“

Zu Seite 317.

Eine auffallende Ausnahme von der Allgemeinheit der doppelten Befruchtung soll nach M. C. FERGUSON (1927) *Petunia* bilden. Zur Zeit, als das Pollenschlauchende beim Eiapparat anlangt, besteht das Endosperm aus zwei durch eine Querwand getrennten Zellen. Von den Spermakernen, die vom Pollenschlauche entlassen werden, verschmilzt der eine mit dem Eikern, der andere mit dem Kerne der oberen Endospermzelle.

Zu Seite 344.

Bei *Petunia* entsteht nach M. C. FERGUSON (1927) ein zelluläres Endosperm in folgender Teilungsfolge: Der erste Teilungsschritt erzeugt in der Nähe des Eiapparates (vgl. auch den Nachtrag zu S. 317) eine Querwand. Die mikropylare Zelle bleibt zunächst ungeteilt, die chalazale wird beim nächsten Schritt wieder durch eine Querwand geteilt und dasselbe geschieht mit der chalazalen Tochterzelle beim nächsten Teilungsschritt. In den so entstandenen vier übereinanderliegenden Zellen werden in der Folge von oben nach unten Längswände gebildet.

Zu Seite 451.

Um sicher genotypisch bedingte Degeneration des Pollens handelt es sich bei gewissen *Oenothera*-Formen, über die OEHLKERS (1927) berichtet. Bei einzelnen F_2 -Pflanzen aus der Kreuzung *suaveolens* \times *strigosa* kommt die Pollensterilität in der Weise zustande, daß nach der Vollendung der normal vor sich gehenden Tetradenbildung die Zellen des Antherentapetums anschwellen, ihre Grenzen verlieren und zu einer homogenen Masse werden, welche die Mikrosporen umschließt. Darauf geht der ganze Inhalt des Antherenfaches zugrunde. Dieselbe Erscheinung findet auch bei *Oe. lata* statt, nur daß hier außerdem noch eine von ihr unabhängige unregelmäßige Tetradenbildung stattfindet, die mit der Hyperdiploidie ($2x = 15$) dieser *Oenothera*-Form zusammenhängt.

Zu Seite 494, *Rubus*.

Dafür, daß in der Gattung *Rubus* Apomixis und vielleicht auch induzierte Apomixis vorkommt, sprechen auch einzelne Beobachtungen und Versuche, über welche CRANE und DARLINGTON (1927) berichten.

Literatur

- ABELE, K. (1923). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Piperaceen *Peperomia Verschaffeltii* LEM. und *P. metallica* L. LINDEN et RODIGAS. (Latvijas Universitātes Raksti-Acta Univ. Latviensis, VIII, 371—378).
- (1924). Untersuchungen an Gametophyten von *Peperomia incana*. (Bot. Arch. herausg. von C. MEZ, VII, 321—324).
- ACQUA, C. (1891). Contribuzione alla conoscenza della cellule vegetale. (Malpighia, 5, 1—39, Taf. 1, 2).
- AFZELIUS, K. (1916). Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. (Svensk. bot. Tidskr., 10, 183—227).
- (1918). Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. (Acta horti Bergiani, 6, Nr. 3).
- (1920). Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der Aponogetonaceae. (Svensk bot. Tidskr., 14, 168—175).
- (1922). Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen *Platanthera*-Arten. (Svensk bot. Tidskr., 16, 370—382).
- (1924). Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. (Acta horti Bergiani, 8, Nr. 7).
- AGAR, W. E. (1914). Experiments on inheritance in parthenogenesis. (Phil. Transact. R. Soc. London, 205, 421—489).
- ALBANESE, N. (1904). Ein neuer Fall von Endotropismus des Pollenschlauches und abnormer Embryosackentwicklung bei *Sibbaldia procumbens*. (Sitzb. Ak. Wien, 113, I).
- ALDEN, J. (1912). A Contribution to the Life History of *Utricularia sessilifolia*. (Bull. Torr. Bot. Club, 39, 439—446).
- ALLEN, C. E. (1904). Chromosome Reduction in *Lilium canadense*. (Bot. Gaz., 37, 464—469).
- (1905a). Nuclear Division in the Pollen Mother-Cells of *Lilium canadense*. (Ann. of Bot., 19, 189—257, Taf. 6—9).
- (1905b). Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. (Jb. wiss. Bot., 42).
- ALLEN, J. M. (1924). The Cytology of *Matthiola incana* with Reference to the Genetics of certain cultivated Varieties. (New Phytologist, 23, 103—112).
- ALLISTER siehe unter MAC ALLISTER.
- ANDERSEN, A. M. (1927). Development of the female gametophyte and caryopsis of *Poa pratensis* and *Poa compressa*. (Journ. Agricult. Research, 34, 1001—1018).
- ANDERSON, F. (1922). The Development of the Flower and Embryogeny of *Martynia louisiana*. (Bull. Torr. Bot. Club, 49, 141—157, Taf. 7, 8).
- ANDREWS, F. M. (1895). Development of the Embryosac of *Jeffersonia diphylla*. (Bot. Gaz., 20, 423—424, Taf. 28).
- (1902). Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* with special reference to the behavior of the chromosomes. (Beih. bot. Centralbl., 11, 134—142, Taf. 1).
- (1910). The development of the embryosac of *Hybanthus concolor*. (Bull. Torr. Bot. Club, 37, 477—478).
- D'ANGREMOND, A. (1912). Parthenokarpie und Samenentwicklung bei Bananen. (B. d. b. G., 30, 686—691, Taf. 20).
- (1915). Parthenokarpie und Samenentwicklung bei Bananen. (Flora, 107, 57 bis 110, Taf. 4—11).
- ARCANGELI, G. (1876). Studi sul *Cytinus Hypocistis*. (Atti Congr. intern. Bot. Firenze 1874. Firenze 1876, 19 S., Taf. 4—8).
- (1897). Sul germogliamento dei grani pollinici. (Bull. Soc. Bot. Ital. Firenze, 262—266).

- ARESCHOUG, F. W. C. (1894). Det fanerogama embryots nutrition. (Lunds Univ. Årsskr., 30).
- ARMAND, L. (1912). Fécondation et développement de l'embryon chez les Lobéliacées. (C. R. Paris, 155, 1534—1536).
- (1913). Les phénomènes cinétiques de la prophase hétérotypique chez le *Lobelia Erinus*. (C. R. Paris, 156, 1089—1090).
- (1921). Les phénomènes nucléaires de la cinèse hétérotypique chez le *Lobelia urens* et quelques Campanulacées. (C. R. Paris, 172, 762—764).
- ARMOUR, H. (1906). On the morphology of *Chloranthus*. (New Phytol. 5, 49—55, Taf. 3 u. 4).
- ARNOLDI, W. (1911). Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. (Bull. Ac. Sc. St. Petersburg, 6. Ser., 5, 966).
- (1912). Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. (Trav. Mus. Bot. Ac. St. Petersburg, 9, 136—154).
- ARTOPOEUS, A. (1903). Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen bei den Ericaceen. (Flora, 92, 309—345).
- ARTSCHWAGER, E. (1927). Development of flowers in the Sugar Beet. (Journ. Agricult. Research, 34, 1—25).
- ASPLUND, E. (1920). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. (K. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 61, Nr. 3).
- ATKINSON, G. F. (1899). Studies in reduction in plants. (Bot. Gaz., 28, 1—28, Taf. 1—6).
- AVOY siehe unter MAC AVOY.
- AYRES, J. A. (1915). Flower of *Adenocaulon bicolor*. (Bot. Gaz., 59, 154—157).
- BACHMANN, E. TH. (1882). Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschale der Scrophulariaceen. (Nova acta Leop., 43, Nr. 1).
- BAILLON, H. (1882). La polyembryonie du Domppe-Venin. (Bull. mens. Soc. Linn. Paris, 1882, 336).
- BALICKA-IWANOWSKA, G. (1899). Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopetales. (Flora, 86, 47—71, Taf. 3—10).
- BALLANTINE, A. S. (1909). A preliminary note on the embryo sac of *Protea lepidocarpum* R. BR. (Ann. of Bot. 23, 161—162).
- BALLS, W. L. (1906). The sexuality of cotton. (Yearbook Khediv. agricult. Soc. Cairo 1906).
- BALLY, W. (1912). Chromosomenzahlen bei *Triticum*- und *Aegilops*arten. (B. d. b. G., 30, 153—172).
- (1916). Zwei Fälle von Polyembryonie und Parthenokarpie. (Verh. Schweiz. naturf. Ges., 98, 169—170).
- (1919). Die GODRONschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*arten. Vererbung und Zytologie. (Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, 20, 177—240, Taf. 1—4).
- BANNIER, J. P. (1923). Untersuchungen über apogame Fortpflanzung bei einigen elementaren Arten von *Erophila verna*. (Rec. trav. bot. Néerl., 20, 1—106; auch Diss. UTRECHT).
- BARANETZKY, J. (1880). Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. (Bot. Ztg., 38, 241—248, 265—274, 281—296, Taf. 5).
- BARANOW, P. (1915). Recherches sur le développement du sac embryonnaire chez les *Spiranthes australis* LINDL. et *Serapias pseudocordigera* MORIE. (Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. N. S., 29, 74—92).
- (1918). Contributions à l'étude de l'embryologie des Orchidées. (Journ. soc. bot. Russie, 2, 20—29).
- (1925a). Contribution à l'étude de l'embryologie des Orchidées. II. *Herminium Monorchis* R. BR. (Ztschr. Russ. Bot. Ges., 9, 5—9). Russisch mit franz. Res. (Ref. Bot. Centralbl. N. F., 7, 1926).
- (1925b). Sur la reduction de la génération féminine sexuelle dans la famille des Orchidées. (Bull. Univ. Asie Centrale Tashkent, 10, 181—195).
- (1926). Cytologische und embryologische Untersuchungen an *Drimiopsis maculata* LINDL. (Ztschr. f. Zellforschung und mikrosk. Anat., 3, 131—148).
- (1927). Zur Morphologie und Embryologie der Weinrebe I. (B. d. b. G., 45, 97—114, Taf. 1).
- und PODDUBNAJA, V. (1925). Sur l'embryologie des Amaryllidacées de Turkestan: *Ungernia Severzovii* B. FEDTSCH. et *Isolirion tartaricum* (PALL.) ROEM. et SCHULT. (Bull. Univ. Asie Centrale Tashkent., 10, 1—14, Taf. 1, 2).
- BARNES, CH. R. (1885). The process of fertilization in *Campanula americana* L. (Bot. Gaz., 9/10, 349—354, Taf. 10).

- BARY, A. DE (1868). *Prosopanche Burmeisteri*, eine neue Hydnooree aus Südamerika. (Abb. Naturf. Ges. Halle, 10).
- BAUCH, K. (1911). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und physiologischen Anatomie der Palmenblüte. Berlin.
- BAUER, R. (1922). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceen-Blüten. (Flora, 115, 272—292, Taf. 1—3).
- BECKER, K. E. (1920). Untersuchungen über die Ursachen der Sterilität bei einigen Prunaceen. (Diss. Halle a. S.).
- BEER, R. (1906). On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. (Beih. bot. Centralbl., 19, I, 286—318, 3 Taf.).
- (1911). Studies in spore development. (Ann. of Bot., 25, 199—214).
- (1912). Studies in spore development. II. On structure and division of the nuclei in Compositae. Ann. of Bot., 26, 705—726, 2 Taf.).
- (1921). Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. (Journ. of Genetics, 11).
- BEGHTEL, F. E. (1925). The embryogeny of *Pastinaca sativa*. (Am. Journ. Bot., 12, 327—337, Taf. 34, 35).
- BEHRENS, W. J. (1875). Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. (Diss. Göttingen).
- BELAJEFF, WL. (1898). Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Phanerogamen und den Cryptogamen im Lichte der neuesten Forschungen. (Biol. Centralbl., 18, 209—218).
- BĚLAŘ, K. (1925). Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungsl., 39, 184—190, Taf. 3).
- BELLING, J. (1921). The behavior of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. (Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A., 7, 197—201).
- BENSON, M. (1894). Contribution to the embryology of the *Amentiferae*. Part. I. (Transact. Linn. Soc. London, 2. ser., 3. Bot., 409—424).
- BENSON, M., SANDAY, E. and BERRIDGE, E. (1906). Contribution to the embryology of the *Amentiferae*. II. *Carpinus betulus*. (Transact. Linn. Soc. London, 2. ser., 7. Bot., 37—44).
- BENSON, M. and WELSFORD, E. J. (1909). The morphology of the ovule and female flower of *Juglans regia* and of a few allied genera. (Ann. of Bot., 23, 623—633).
- BERG, O. (1898). Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen. (Diss. Erlangen).
- BERGHS, J. (1904a). La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirem jusqu'aux chromosomes mûrs dans la sporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium* (speciosum). Cellule, 21, 173—190, 1 Taf.).
- (1904b). La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spireme définitif dans la microsporogénèse de *Allium fistulosum*. (Cellule, 21, 383—398, 1 Taf.).
- (1905a). La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de *Convallaria maialis*. (Cellule, 22, 41—53, 1 Taf.).
- (1905b). Le fuseau hétérotypique de *Paris quadrifolia*. (Cellule, 22, 201—214, 2 Taf.).
- (1905c). La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. IV. La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. (Cellule, 22, 139—160, 2 Taf.).
- BERLESE, A. N. (1892). Studi sulla forma, struttura e sviluppo del seme nelle Ampelidee. (Malpighia, 6, 293—324, 442—536, Taf. 11—18).
- BERNARD, CH. (1900). Recherches sur les sphères attractives chez *Lilium candidum*, *Helosis Guyanensis* etc. (Journ. de Bot., 14, 118—124, 177—188, 206—212, Taf. 4, 5).
- (1903). Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. (Journal de Bot., 17, 23—32, 62—68, 117—137, 168—197, Taf. 1—7).
- BERNARD, CH. and ERNST, A. (1910). Embryologie von *Thismia javanica* J. J. S. (ERNST, A. und BERNARD, CH., Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas III). (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 23 [2. s. 8], 48—61, Taf. 14—17).
- (1911). Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* MIQU. und *Thismia Verstegii* SM. (ERNST, A. und BERNARD, CH., Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas VI). (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 24 [2. s. 9], 70—77, Taf. 12, 13).

- BERNARD, CH. und ERNST, A. (1914). Embryologie von *Burmannia tuberosa*. (ERNST, A. und BERNARD, CH., Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas). (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 28 [2. s. 13], 121—124, Taf. 19).
- BERRIDGE, E. M. (1907). The origin of triple fusion. A suggestion. (New Phytol., 6, 279—285).
- BIERMANN, M. (1896). Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Citrus vulgaris* RISSO und anderer *Citrus*-arten. (Diss. Zürich).
- BILLINGS, F. H. (1901). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. (Flora, 88, 253—318).
- (1903). Chalazogamie in *Carya olivaeformis*. (Bot. Gaz. 35, 134—135).
- (1904). A study of *Tillandsia usneoides*. (Bot. Gaz., 38, 99—121).
- (1909). The nutrition of the embryo sac and embryo in certain *Labiatae*. (The Kansas University Science Bull. 5, Nr. 5 [Lawrence 1911]).
- BOURGE, PH. (1892). Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. (Cellule, 8, 44—80, 2 Taf.).
- BIRGE, W. J. (1911). The anatomy and some biological aspects of the „ball mooss“, *Tillandsia recurvata* L. (Univ. Texas Bull., 194; Referat in Bot. Gaz., 54, 1912).
- BITTER, G. (1906). Parthenogenesis and Variabilität der *Bryonia dioica*. (Abh. nat. Ver. Bremen, 18, 99—107, Taf. 9, 10).
- BLACKBURN, K. B. and HARRISON, J. W. H. (1921). The status of the British Rose forms as determined by their cytological behaviour. (Ann. of Bot., 35, 159—188, Taf. 9, 10).
- — (1924). A preliminary account of chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae. (Ann. of Bot., 38, 361—378).
- BLACKMANN, V. H. (1904). On the relation of fertilization, „apogamy“ and parthenogenesis. (New Phytol., 3, 149—159).
- and WELSFORD, E. J. (1913). Fertilization in *Lilium*. (Ann. of Bot., 27, 111 bis 114, Taf. 12).
- BLAKESLEE, A. F. (1922). Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. (Am. Natural., 56, 16—31).
- BLAKESLEE, A. F. und BELLING, J. (1924). Chromosomal mutations in the Jimson Weed, *Datura Stramonium* (Journ. of Heredity, 15, 195—206).
- BLARINGHEM, L. (1909). La Parthénogénèse des plantes supérieures. (Bull. scient. France et Belgique. 63, 2, 113—170). [Ref. bot. Centralbl., 113, 1910].
- BLEIER, H. (1922). Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. (Jb. wiss. Bot., 64, 604—636).
- BLEY, F. (1925). Zur Embryologie von *Laurembergia javanica* (MIQ.) SCHINDLER (Diss. Zürich). [Ref. Bot. Centralbl., 1926].
- BLISS, M. C. (1912). A contribution to the life-history of *Viola*. (Ann. of Bot., 26, 155—163, Taf. 17—19).
- BLODGETT, F. H. (1923). The embryo of *Lemna*. (Am. Journ. of Bot., 10, 336—342, Taf. 28).
- BOBILIOFF-PREISSER, W. (1917). Zur Physiologie des Pollens. Beih. bot. Centralbl., 34, I, 459—492).
- BOCHMANN, F. (1901). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte offizieller Samen und Früchte. (Diss. Bern).
- BOEDYN, K. (1924). Die typische und heterotypische Kernteilung der Oenotheren. (Ztschr. f. Zellen- und Gewebelehre, 1). [Nicht gesehen].
- BÓNICKE, L. (1912). Sur la division hétérotypique dans les cellules mères du pollen chez quelques plantes (Russisch). (Trav. Soc. natural. Univ. Kharkow, 45, 59—71).
- BOENIG, H. (1904). The histology and development of *Cassylia filiformis* L. (Contrib. Bot. Labor. Univ. Pennsylvan., 2, 399—416, Taf. 33—34).
- BÓÖS, G. (1917). Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. (Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd., 2, 13, Nr. 4).
- (1920). Der experimentelle Nachweis der Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. (Bot. Notiser 145—150).
- (1924). Neue embryologische Studien über *Alchemilla arvensis* (L.) SCOP. (Bot. Not. 1924, 209—250).
- BOHN, P. R. (1924). Sur le sac embryonnaire des Euphorbes. (Bull. Soc. bot. France, 71 [4. s. 24], 576—579).
- BONNET, J. (1911). L'ergastoplasma chez les végétaux. (Anat. Anzeiger, 39, 67—91).
- BONNET, F. (1912). Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. (Arch. f. Zellforschung, 7, 605—722).

- BONNIER, G. (1905). Remarques sur la comparaison entre les Angiospermes et les Gymnospermes. (Rev. gén. Bot., 17, 97—108).
- BORGENSTAM, E. (1922). Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. (Arkiv för Botanik, 17, Nr. 15, 1 Taf.).
- BOUIN, M. et P. (1899). Sur le développement de la cellule-mère du sac des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. (Arch. d'Anat. microscop., 2).
- BRANDT, R. P. (1916). Notes on the Californian species of *Trillium* L. III. Seasonal changes in *Trillium* species with special reference to the reproductive tissues. (Univ. Calif. Publications in Bot., 7, No. 3, 39—68, Taf. 7—10).
- BRAUN, A. (1857). Über Parthenogenesis bei Pflanzen. (Abh. Akad. Berlin, phys. Kl., 1856, 311—376, 1 Taf.).
- (1860). Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne*. Ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis der Pflanzen. (Abh. Akad. Berlin, phys. Kl., 1859, 107—263, 6 Taf.).
- BREMER, G. (1916). Reliquiae Treubianae II. The development of the ovule and embryo sac of *Pittosporum ramiflorum* ZOLL. and *Pittosporum Timorense* BLUME. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 2. s. 14, 161—164).
- (1921). Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortbastarden van het geslacht *Saccharum*. (Proefschrift Wageningen).
- BRENNER, W. (1922). Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. (Acta soc. scient. fennicae, 50, Nr. 4, 1 Taf.).
- BRECHLEY, W. E. (1909). On the Strength and development of the grain of Wheat (*Triticum vulgare*). (Ann. of Bot., 23, 117—139).
- BRETZLER, E. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Platanus*. (Bot. Archiv, herausgeg. von MEZ, 7, 388—417).
- BRIOSI, G. e TOGNINI, F. (1894). Intorno all'anatomia della Canapa (*Cannabis sativa* L.). (Atti d. Ist. bot. Univ. Pavia, 2, S. 3, 91—208, Taf. 5—23).
- BROKSCHMIDT, O. (1904). Morphologische, anatomische und biologische Untersuchungen über *Hottonia palustris*. (Diss. Erlangen).
- BROUGH, P. (1923). Preliminary note on the embryosac of *Styphelia longifolia* (R. Br.). (Proc. Linn. Soc. New South Wales, 48, 674—680).
- (1924). Studies in the Epacridaceae. I. The Life history of *Styphelia longifolia* (R. Br.). (Proc. Linn. Soc. New South Wales, 49, 162—178).
- (1927). Studies in the Goodeniaceae. I. The life history of *Dampiera stricta* R. Br. (Proc. Linn. Soc. New South Wales, 52, 471—498).
- BROUWER, J. (1923). Onderzoekingen over de Platanaceae. (Proefschr. Utrecht 1923).
- (1924). Studies in Platanaceae. (Rec. trav. bot. Néerl., 21, 369—382, 4 Taf.).
- BROWN, M. M. (1917). The development of the embryosac and of the embryo in *Phaseolus vulgaris*. (Bull. Torr. bot. Club, 44, 535—544, Taf. 25, 26).
- BROWN, W. H. (1908). The nature of the embryosac of *Peperomia*. (Bot. Gaz., 46, 445—460, Taf. 31—33).
- (1909). The embryosac of *Habenaria*. (Bot. Gaz., 48, 241—250).
- (1910). The exchange of material between nucleus and cytoplasm in *Peperomia Sintensii*. (Bot. Gaz., 49, 189—194, Taf. 13).
- and SHARP L. W. (1911). The embryosac of *Epipactis*. (Bot. Gaz., 52, 439—452, Taf. 10).
- BRUNETTE, C. (1900). Recherches embryogéniques sur quelques espèces des genres *Impatiens* et *Tropaeolum* (Paris u. Nancy). (Ref. in Bot. Ztg., 1901, 154).
- BRUYNE DE, C. (1906). Le sac embryonnaire de *Phaseolus vulgaris*. (Bull. de la classe de Scienc. de l'acad. Belgique, 1906, [577]—[598]).
- BUCHET, S. et GATIN, C. L. (1908). Un cas de polyembryonie chez le *Triglochin palustre* L. et une germination anormale de *Arisarum vulgare* TARG.-TOZZ. (Bull. Soc. bot. France, 55, 164—169).
- BUCHHOLTZ, J. T. (1922). Developmental selection in *Vascular Plants*. (Bot. Gaz., 73, 249—286).
- BUCHHOLTZ, J. T. und BLAKESLEE, A. F. (1927). Pollen-tube growth at various temperature. (Am. Journ., Bot., 14, 358—369).
- BURNS, G. P. (1900). Beiträge zur Kenntnis der Stilidiaceen. (Flora, 87, 313—354, Taf. 13, 14).
- BURR, H. G. (1903). The embryology of *Valisneria spiralis*. (Ohio Nat., 3, 439—443).

- BUSCALIONI, L. (1893a). Contribuzione allo studio della membrana cellulare. Parte III. (Malpighia, 7, 105—162, Taf. 1—2).
- (1893b). Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della *Veronica hederacifolia* L. (Mem. R. Acc. Sc. Torino, [2], 43, 50 S., 3 Taf.). Referat JUST, 1893, 21/2, p. 387).
- (1894). Contribuzione allo studio della membrana cellulare. Parte IV. (Malpighia, 8, 3—13, Taf. 1).
- (1898). Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. (Annuario Ist. bot. Roma, 7, 255—346, Taf. 14—21).
- BUSCHMANN, E. (1914). Zur Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von *Thea chinensis*. (Arch. Pharm., 252, 412—420).
- BYXBEE, E. S. (1900). The development of the karyokinetic spindle in the pollen-mothercells of *Lavatera*. (Proc. Californ. Ac. Sci., 3 S., Bot. 2, Nr. 2).
- CALDWELL, O. W. (1899). On the life history of *Lemna minor*. (Bot. Gaz., 27, 37—66).
- CAMMERLOHER, H. (1910). Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. (Österr. bot. Ztschr. 1910, Nr. 7, 8).
- CAMPBELL, D. H. (1897). A morphological study of *Naias* and *Zanichellia*. (Proc. California Acad. Sci., 3. Ser., Bot. 1, 1—71).
- (1898). Development of flower and embryo in *Lilaea subulata*. (Ann. of Bot., 12, 1—28, Taf. 1—3).
- (1899a). Die Entwicklung des Embryosackes von *Peperomia pellucida*. (B. d. b. G., 17, 452—456, Taf. 31).
- (1899b). A peculiar embryosac in *Peperomia pellucida*. (Ann. of Bot., 13, 626).
- (1899c). Studies on the flower and embryo of *Sparganium*. (Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. III, Bot. 1 293—328).
- (1899d). Notes on the structure of embryosac in *Sparganium* and *Lysichiton*. (Bot. Gaz., 27, 153—166, Taf. 1).
- (1900). Studies on the Araceae. (Ann. of Bot., 14, 1—25, Taf. 1—3).
- (1901). The embryosac of *Peperomia*. (Ann. of Bot., 15, 103—118, Taf. 6).
- (1902a). Recent investigations upon the embryosac of Angiosperms. (American Naturalist, 36, 777—786).
- (1902b). On the affinities of certain anomalous dicotyledons. (American Naturalist, 36, 7—12).
- (1903). Studies on the Araceae II. The embryosac of *Aglaonema* and *Spathicarpa*. (Ann. of Bot., 17, 665—687, Taf. 30—32).
- (1905). Studies on the Araceae III. (Ann. of Bot., 19, 329—349, Taf. 14—17).
- (1908). The embryosac of *Pandanus*. Prel. Note (Ann. of Bot., 22, 330).
- (1909). The embryosac of *Pandanus*. (Bull. Torr. Bot. Club, 36).
- (1910). The embryosac of *Pandanus coronatus*. (Bull. Torr. Bot. Club, 37).
- (1911). The embryosac of *Pandanus*. (Ann. of Bot., 25, 773—789).
- (1912). The Embryosac of *Aglaonema*. (Scottish Bot. Rev. 1, 100—115, 4 Taf.).
- CAMPIN, M. G. (1924). An irregular method of pollen formation in *Solandra grandiflora* Sw. (New Phytol., 23, 282—287).
- (1925). A cytological study of pollen development in *Nolana*. (New Phytol., 24, 16—23, Taf. I, II).
- CANDOLLE, AUG. DE (1905). La parthénogenèse chez les plantes d'après les travaux récents. (Arch. Sc. Phys. et Nat., 19). [Nicht gesehen].
- CANNON, W. A. (1900). A morphological study of the flower and embryo of the wild Oat (*Avena fatua* L.). (Proc. Calif. Acad. Sci., 3. Ser., Bot. 1, 329—356).
- (1903a). Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid Cotton. (Bull. Torr. Bot. Club, 30, 133—172, Taf. 7, 8).
- (1903b). Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid Peas. (Bull. Torr. Bot. Club, 30, 519—543, Taf. 17—19).
- CAPPALETTI, C. (1927). Processi degenerativi negli ovuli in seguito ad impedita fecondazione. (Nuovo giorn. bot. Ital. 34, 409—490, Taf. 4, 5).
- CAPUS, G. (1878). Anatomie du tissu conducteur. (Ann. sc. nat. Bot., sér. 6, 7, 209 bis 291), Taf. 18—24).
- CARANO, E. (1911). Su la struttura di stami anomali nel *Papaver Rhoeas* L. (Ann. di Bot., 9, 389—392, Taf. 13).
- (1913a). Alcune osservazioni sull' embriogenesi dell Asteracee. (Ann. di Bot. 11, 313—315).
- (1913b). Su particolari anomalie del sacco embrionali di *Bellis perennis*. (Ann. d. Bot., 11, 435—439, Taf. 9).

- CARANO, E. (1914a). Sulla divisione cellulare che segue all' amitosi nelle antipodi di *Bellis perennis*. (Rend. Acc. Lincei, Cl. sc. fis.-math.-nat., Ser. 5, 23, 2. Sem., 1914, 514—516).
- (1914b). Embriologia delle Podostemacee. (Ann. di Bot., 12, 163—164).
- (1915a). Ricerche sull' embriogenesi delle Asteracee. (Ann. di Bot., 13, 251—301, Taf. 11—16).
- (1915b). Sull' embriologia di *Poinsettia pulcherrima* R. GRAH. (Ann. di Bot., 13, 343—350, Taf. 17).
- (1915c). Sull' embriologia di *Senecio vulgaris* L. (Rendic. Acc. Lincei, cl. fis., mat. e nat., Ser. 5, 24, 1244—1248).
- (1918). Contributo alla embriologia dei genere *Aster* e *Solidago*. (Rendic. acc. Lincei, cl., fis., mat. e nat., Ser. 5, 27, 255—257).
- (1919a). *L'Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* è apogamo. (Rendic. acc. Lincei, cl. fis., mat. e nat., Ser. 5, 28, 94—96).
- (1919b). Nuovo contributo alla embriologia delle Asteracee. (Rendic. acc. Lincei, cl. fis., mat. e nat., Ser. 5, 28, 412—415).
- (1920). Studi cito-embriologico sul genere *Erigeron*. (Rendic. acc. Lincei, cl. sc. fis., mat. e nat., Ser. 5, 29, 157—159).
- (1921). Nuove ricerche sulla embriologia delle Asteracee. (Ann. di Bot., 15, 97—196, Taf. 4—12).
- (1924). Osservazioni sul meccanismo di divisione della cellula madre del sacco embrionale nella piante apogame. (Rendic. acc. Lincei, Ser. 5, 33, 150—155).
- (1925). Sul particolare sviluppo del gametofito ♀ di *Euphorbia dulcis* L. (Rendic. R. Acc. Lincei, cl. sc., fis., mat. e nat., Ser. 6a, 1).
- (1926). Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L. in rapporto col suo comportamento apomittico. (Ann. di Bot., 17, 50—79, Taf. 1, 2).
- CARDIFF, J. D. (1906). A study of synapsis and reduction. (Bull. Torr. Bot. Club, 33, 271—306, Taf. 12—15).
- CARIO, R. (1881). Anatomische Untersuchungen von *Tristicha hypnoides* SPRENG. (Bot. Zeitung 1881, 25—33, 41—48, 57—64, 73—82, Taf. 1).
- CARROLL, F. B. (1919). The development of the chasmogamous and the cleistogamous flowers of *Impatiens fulva*. (Contr. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 4, 144—183, Taf. 55—57).
- CASTETTER, E. F. (1925). Studies on the comparative cytology of the annual and biennial varieties of *Melilotus alba*. (Am. Journ. Bot., 12, 270—286, Taf. 25—27).
- (1926). Cytological studies in the Cucurbitaceae. I. Microsporogenesis in *Cucurbita maxima*. (Am. Journ. of Bot., 13, 1—10, Taf. 1, 2).
- CATTORINI, P. (1914). Intorno all' esistenza delle sfere direttrici o centrosfere nelle cellule del sacco embrionale della *Tulipa* (*Tulipa Gesneriana* LINN., *Tulipa Greigi* REGEL.). Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, 2. Ser., 13, 299—307, 3 Taf.).
- CAVARA, F. (1899). Studi sul The. Ricerche intorno allo sviluppo del frutto della „*Thea chinensis*“ Sims., coltivata nel r. orto botanico di Pavia. (Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, Ser. 2, 5, 265—326, Taf. 10—15).
- ČELAKOVSKÝ, L. J. (1901). Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone, II. Teil. (Sitzungsberichte d. k. böhm. Ges. Wiss. Prag; math.-nat. Kl. 1900, 168—214).
- CHAMBERLAIN, C. J. (1895). Contributions to the embryology of *Aster Novae-Angliae*. (Bot. Gaz. 20, 205—212, Taf. 15, 16).
- (1896). A remarkable macrospore. (Bot. Gaz. 21, 374).
- (1897). Contribution to the life history of *Salix*. (Bot. Gaz., 23, 147—179, Taf. 12—18).
- (1898). Winter characters of certain sporangia. (Bot. Gaz. 25, 124—128).
- (1905). Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Bot. Gaz. 39, 139—144).
- CHATIN, J. (1874). Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine. (Ann. Scienc. nat. Bot. 5, Ser. 19, 1—107, 8 Taf.).
- CHAUVEAUD, S. (1892a). Sur la structure de l'ovule et de l'enveloppement du sac embryonnaire du *Dompte venin* (*Vincetoxicum*). (C. R. Acad. Paris, 114, 313—315).
- (1892b). Sur la fécondation dans le cas du polyembryonie. (C. R. ac., Paris, 114, 504—506).
- (1892c). De la reproduction chez les *Dompte-Venin*. (Thèse Paris, 1897).
- CHEESMAN, E. E. (1927). Fertilization and embryogeny in *Theobroma cacao* L. (Ann. of Bot., 41, 107—126).

- CHIARUGI, A. (1924). Embriologia della Cistaceae. Note preventiva. (Rend. acc. Lincei Ser. 5, 33, 103—105).
- (1925). Embriologia della Cistaceae. (Nuovo giorn. bot. Ital. N. S., 32, 223—314, Taf. 6—14).
- (1926a). Fenomeni di aposporia e di apogamia in *Artemisia nitida* BERTOL. N. Pr. (Rend. R. Acc. Naz. Lincei. Cl. fis., mat. e nat. ser. 6, 3, 281—284).
- (1926b). Aposporia e apogamia in *Artemisia nitida* (BERTOL.). (Nuovo Giornale bot. Ital. N. S., 33, 501—526, Taf. 3—9).
- (1927a). Il gametofito femminile delle Angiospermae nei suoi vari tipi di costruzione e di sviluppo. (Nuovo giorn. bot. Ital. N. S., 34, 1—133).
- (1927b). Ricerche sulla embriologia delle Asteracee. (Nuovo giorn. bot. Ital. N. S., 34, 717—777, Taf. 7—9).
- (1927c). L'evoluzione delle cellule del tappeto e la formazione del periplasmodio in alcune Asteracee. (Nuovo giorn. bot. Ital. N. S., 34, 783—828, Taf. 10—12).
- CHIRTOIU, M. (1918). Observations sur les *Lacistema* et la situation systématique de ce genre. (Bull. soc. bot. Genève, 2. Sér., 10, 317—361).
- CHODAT, R. (1891). Monographia Polygalacearum. (Mém. soc. phys. et hist. nat. Genève. Vol. suppl. 1890, No. 7).
- (1903). Possibilité physiologique de la double fécondation observée sur *Parnassia palustris*. (Bull. de l'herbier Boissier. Sér. 2, 3, 363—364).
- (1904). Sur l'embryogénie de *Parnassia palustris*. (C. R. soc. phys. et d'hist. nat. Genève 21, 69—70).
- (1907). Principes de botanique. (Genèves).
- (1913). *L'Ophrys Botteroni* CHOD., est-il une espèce en voie de formation? (Bull. soc. bot. Genève, 2. Sér., 5, 13—28).
- (1916). III. Hydnoraceae. (Bull. soc. bot. Genève, 8, 186—201).
- CHODAT, R. et BERNARD Ch. (1900). Sur le sac embryonnaire de *Helosis guyanensis*. (Journ. de Bot., 14, 72—79, Taf. 1, 2).
- et NICOLOFF, Th. (1902). Sac embryonnaire de *Juglans regia* L. (Arch. sc. phys. et nat. Genève, 18). [Nicht gesehen].
- CHURCH, M. B. (1916a). The development of the embryo sac and embryo of *Cooperia Drummondii*. (Bull. Torr. Bot. Club. 43, 397—405, Taf. 22, 23).
- CLARK, J. (1904). Beitrag zur Morphologie der Commelinaceae. (Flora 93, 483—518).
- CLARK, L. (1923). The embryogenie of *Podophyllum peltatum*. (Minnesota Studies in Plant science, 1923, 111—126).
- CLAUSEN, J. (1921a). Studies in the collective species *Viola tricolor* I. (Bot. Tidskr., 37, 205—221, Taf. 1—3).
- (1921b). Studies on the collective species *Viola tricolor* II. (Bot. Tidskr., 37, 363—416).
- (1924). Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. (Prel. note; Hereditas, 5, 29—32).
- (1926). Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* and *V. arvensis* MURR. (Hereditas, 8, 1—156).
- (1927). Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. (Ann. of Bot., 41, 677—714).
- CLAUSEN, P. (1927). Über das Verhalten des Antheren-Tapetums bei einigen Monokotylen und Ranales. (Bot. Archiv, herausg. von C. MEZ, 18, 1—27).
- CLAUSEN, R. E. und MANN, M. C. (1924). Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. (Proc. Nat. Ac. Sci. Washington, 10, 122—124).
- CLAUSSEN, P. (1919). Bemerkungen zu der Arbeit Dahlgrens über den Embryosack von *Plumbagella*. (Sitzb. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1919, 341—345).
- CLELAND, R. E. (1922). The reduction divisions in the pollen mother cells of *Oenothera Franciscana*. (Am. Journ. of Bot. 9, 390—413, Taf. 25—27).
- (1924). Meiosis in the pollen mother cells of *Oenothera Franciscana sulfurea*. (Bot. Gaz., 77, 149—170, Taf. 14, 15).
- COHEN-STUART, C. P. (1916). Sur le développement des cellules génératrices de *Camellia theifera* (Griff.) Dyer. (Ann. Jard. Buitenzorg., 30, [2. Sér., 15], 1—22, Taf. 1—3).
- COHN, F. M. (1904). Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen. (Flora, 106, 51—89).
- COKER, W. E. (1907). The development of the seed in the Pontederiaceae. (Bot. Gaz., 44, 293—301).
- COLE, R. D. (1917). Imperfection of pollen and mutability of *Rosa*. (Bot. Gaz., 63, 110—123, Taf. 4—6).

- COLLINS, G. N. (1909). Apogamy in the Maize Plant. (Contrib. U. St. Nat. Herb., 12, 453—455).
- COLLINS, J. L. and MANN, M. C. (1923). Interspecific hybrids in *Crepis* II. (Genetics, 8, 212—232).
- COMPTON, R. H. (1912). Note on a case of doubling of embryo-sac, pollentube, and embryo. (Ann. of Bot., 26, 243).
- CONARD, H. S. (1902). Note on the embryo of *Nymphaea*. (Science N. S., 15, 316).
- (1905). The Waterlilies. A Monograph of the genus *Nymphaea*. (Publ. by the Carnegie Inst. Washington 1905). [Nicht gesehen].
- CONRAD, A. H. (1900). A contribution to the life history of *Quercus*. (Bot. Gaz., 29, 408—418, Taf. 18, 19).
- COOK, M. T. (1902). Development of the embryosac and embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. (Bull. Torr. bot. Club., 29, 211—220, Taf. 12—13).
- (1903a). The development of the embryosac and embryo of *Claytonia virginica*. (Ohio Naturalist, 3, 349—353).
- (1903b). The development of the embryosac and embryo of *Agrostemma githago*. (Ohio Naturalist, 3, 365—369).
- (1906). The embryogeny of some Cuban Nymphaeaceae. (Bot. Gaz., 42, 376—392, Taf. 16—18).
- (1907a). The embryology of *Sagittaria lancifolia* L. (Ohio Naturalist, 7, 97—101, Taf. 8).
- (1907b). The embryology of *Rhytidophyllum*. (Bull. Torr. bot. Club., 34, 179—184).
- (1907c). The embryology of *Rhizophora Mangle*. (Bull. Torr. bot. Club., 34, 271—277, Taf. 22, 23).
- (1907d). Notes on the polyembryony. (Torreya, 7, 113—117).
- (1908). The development of the embryosac and embryo of *Potamogeton lucens*. (Bull. Torr. bot. Club., 35, 209—218, Taf. 9, 10).
- (1909a). Notes on the embryology of the Nymphaeaceae. (Bot. Gaz., 48, 56—60, Taf. 6).
- (1909b). Notes on the embryosac of *Passiflora adenophylla*. (Bull. Torr. bot. Club., 36, 373—374, Taf. 19).
- (1909c). Notes on the embryology of the Caryophyllaceae. (Ohio Naturalist, 9, 477—480).
- (1924a). Development of seed of *Linaria vulgaris*. (Bot. Gaz., 77, 224—227, Taf. 16).
- (1924b). Development of seed of *Crotalaria sagittalis*. (Bot. Gaz., 77, 440—445, Taf. 30, 31).
- COOKE, E. and SCHIVELY, A. (1904). Observations on the structure and development of *Epiphegus Virginiana*. (Contr. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 1904, 352—398, Taf. 29—32).
- CORRENS C. (1899). Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mays*. (B. d. b. G., 17, 410—417).
- (1901). Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. (Bibliotheca botanica, 53).
- CORRY, T. K. (1883). On the mode of development of the Pollinium in *Asclepias Cornuti* Decaisne. (Transact. Linn. Soc. London, 2. Ser., Bot., 2, 75—84, Taf. 16).
- COULON, J. DE (1923). *Nardus stricta*. Étude physiologique, anatomique et embryologique. (Mem. soc. Vaudoise sc. nat., 1923, No. 6).
- COULTER, J. M. (1898). Contribution to the life history of *Ranunculus*. (Bot. Gaz., 25, 73—88, Taf. 4—7).
- (1908). Relation of megaspores to embryosacs in Angiosperms. (Bot. Gaz., 45, 361—366).
- (1911). The endosperm of Angiosperms. (Bot. Gaz., 52, 380—385).
- and CHAMBERLAIN, Ch. J. (1903). Morphology of Angiosperms. (New York 1912).
- and SCHAFFNER, J. M. (1897). Contributions to the life history of *Lilium philadelphicum*. (Bot. Gaz., 23, 412—452, Taf. 32—39).
- and ROSE, J. N. (1886). The pollen spore of *Tradescantia virginica*. (Bot. Gaz., 11, 10—14, Taf. 1).
- CRANE, M. B. und DARLINGTON, C. D. (1927). The Origin of New Forms in *Rubus* I. (Genetica, 9, 241—278).
- CUNNINGHAM, D. D. (1889). On the phenomena of fertilization in *Ficus Roxburghii* Wall. (Ann. Bot. Garden Calcutta., I. Appendix 1889, 13—51, Taf. 1—5).

- DAHLGREN, K. V. D. (1914). Einige morphologische und biologische Studien über *Primula officinalis* Jacq. (Bot. Not., 1914, 161—176).
- (1915a). Über die Embryologie von *Acicarpus tribuloides* Juss. (Svensk bot. Tidskr., 9, 184—191).
- (1915b). Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. (Svensk bot. Tidskr., 9, 1—12).
- (1915c). Der Embryosack von *Plumbagella*, ein neuer Typus unter den Angiospermen. (Arkiv för Bot., 14, Nr. 8).
- (1916). Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. (Kungl. Svenska Vetensk. akad. Handl., 56, Nr. 4, 3 Taf.).
- (1918). Die jüngeren Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Typha latifolia* L. (Svensk bot. Tidskr., 12, 207—211).
- (1920). Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermabildung. (Zeitschr. f. Bot., 12, 481—516).
- (1921). Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. (Hereditas, 2, 88—98).
- (1922). Die Embryologie der Loganiaceen-Gattung *Spigelia*. (Svensk bot. Tidskr., 16, 77—87).
- (1923). Notes on the ab initio cellular Endosperm. (Bot. Notiser 1923, 1—24).
- (1924). Studien über die Endospermentwicklung der Kompositen. (Svensk bot. Tidskr., 18, 177—203).
- (1925). Die reziproken Bastarde zwischen *Geranium bohemicum* L. und seiner Unterart **deprehensum* Erik Almqu. (Hereditas, 6, 237—256).
- (1927a). Über das Vorkommen von Stärke im Embryosacke der Angiospermen. (B. d. b. G., 45, 374—379).
- (1927b). Die Befruchtungserscheinungen der Angiospermen. Eine monographische Übersicht. (Hereditas, 10, 169—229).
- (1927c). Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzelllosen Typen. (Jb. wiss. Bot., 67, 347—426).
- DALMER, M. (1880). Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. (Jenaische Ztschr. Med. u. Nat., 14, 530—566, Taf. 23—25).
- DANGEARD, A. (1900). Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle. (Poitiers).
- DARAPSKY, (1879). Der Embryosackkern und das Endosperm. (Bot. Ztg., 37, 553 bis 557, Taf. 7).
- DARLING, C. A. (1909). Sex in dioecious plants. (Bull. Torr. bot. Club, 36, 177—199, Taf. 12—14).
- (1923). Chromosome behavior in *Acer platanoides* L. (Am. Journ. Bot., 10, 450—457, 31—32).
- DASTUR, R. H. (1922). Notes on the development of the ovule, embryo sac and embryo of *Hydnora africana* Thumb. (Transact. Soc. South. Africa, 10, 27—31).
- DAVIS, B. M. (1910). Cytological studies on *Oenothera* II. The reduction divisions of *Oenothera biennis*. (Ann. of Bot., 24, 631—651, Taf. 52—53).
- DAY, D. F. (1896). Parthenogenesis in *Thalictrum Fendleri*. (Bot. Gaz., 22, 241).
- DECROCK, E. (1901). Anatomie des Primulacées. (Ann. sc. nat. Bot. Sér., 8, 13, 1—199).
- DEEKE, M. Th. (1855). Zur Entwicklungsgeschichte des Embryo der *Pedicularis silvatica*. (Bot. Ztg., 13, 657—666, Taf. 10).
- DELAUNAY, L. (1915). Étude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* Mill. (Mém. Soc. Naturalistes Kiev, 25, 33—64, Taf. 1).
- DENHAM, H. J. (1924). The cytology of the Cotton plant. I. Microspore formation in Sea Island Cotton. II. Chromosome numbers in Old and New World Cotton. (Ann. of Bot., 38, 407—438, Taf. 11—14).
- DERSCHAU, M. v. (1918). Über disperme Befruchtung der Antipoden von *Nigella arvensis*. (B. d. b. G., 36, 260—262, Taf. 6).
- DESSIATOFF, N. (1911). Zur Entwicklung des Embryosackes von *Euphorbia virgata*. (B. d. b. G., 29, 33—39).
- DICKSON, A. (1876). On the embryogeny of *Tropaeolum peregrinum* (L.) and *T. speciosum* (Endl. a. Poepp.). (Transact. Soc. Edinburgh, 27, 223—235, Taf. 14—16).
- DIETZ, S. (1887). Über die Entwicklung der Blüten und Frucht von *Sparganium* Tourn. und *Thypha* Tourn. (Bibl. bot., 5).
- DIGBY, L. (1905). On the cytology of apogamy and apospory. II. Preliminary note on apogamy. (Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., 76, 463—667).
- (1910). The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans*. (Ann. of Bot., 24, 727—757, Taf. 59—63).

- DIGBY, L. (1912). The cytology of *Primula kewensis* and other related *Primula* hybrids. (Ann. of Bot., 26, 357—388, Taf. 41—44).
- (1914). A critical study of the cytology of *Crepis virens*. (Arch. f. Zellforschung, 12, 97—146, Taf. 8—10).
- DINGLER, H. (1906). Fakultative parthenogenetische Fortpflanzung bei *Rosa rubiginosa*? (Mitt. naturw. Vereins zu Aschaffenburg, 5, 39).
- (1907). Versuch einer Erklärung gewisser Erscheinungen in der Ausbildung und Verbreitung der wilden Rosen. (Mitt. naturw. Ver. zu Aschaffenburg, 7, 1—38).
- DIXON, H. H. (1895a). On the chromosomes of *Lilium longiflorum*. (Proc. Roy. Irish Acad., 3, Ser. 3, 1893—1896, 707—720, Taf. 23).
- (1895b). The nuclei of *Lilium longiflorum*. (Ann. of Bot., 9, 663—665).
- (1895c). Abnormal nuclei in the endosperm of *Fritillaria imperialis*. (Ann. of Bot., 9, 665—666).
- (1896). Note on the nuclei of the endosperm of *Fritillaria imperialis*. (Proc. Roy. Irish Acad., Ser. 3, 3, 1893—1896, 721—726, Taf. 24).
- (1900). On the first mitosis of the spore mother cells of *Lilium*. (Proc. Roy. Irish Academy, 6).
- DODEL, A. (1891). Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungserscheinungen bei *Iris sibirica*. (Festschr. f. NÄGELI und KÖLLIKER, Zürich 1891).
- DOLL, W. (1927). Beiträge zur Kenntnis der Dipsaceen und Dipsaceen-ähnlichen Pflanzen. (Bot. Archiv, herausgeg. von MEZ, 17, 107—146).
- DONATI, G. (1912). Di alcune particolarità embriologiche in *Poinsettia pulcherrima* R. Gr. (Atti Acc. Lincei, Ser. 5, 21, 512—514).
- (1913). Ricerche embriologiche sulle Euphorbiaceae. (Ann. di Bot., 11, 395—399, Taf. 7).
- DOP, P. (1902a). Sur le pollen des Asclépiadées. (C. R. ac. Paris, 135, 710—712).
- (1902b). Sur le développement de l'ovule des Asclépiadées. (C. R. ac. Paris, 135, 800—803).
- (1903a). Sur l'ovule et la fécondation des Asclépiadées. (C. R. ac. Paris, 136, 250—252).
- (1903b). Recherches sur la structure et le développement de la fleur des Asclépiadées. (Diss. Paris, Toulouse 1903).
- (1913a). Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme de *Buddleia*. (Bull. soc. bot. France, 60, 9—16, 45—50, 92—98).
- (1913b). Sur la cytologie des suçoirs micropylaires de l'albumen de *Veronica persica*. (C. R. ac. Paris, 156, 1922—1924).
- (1914). Recherches sur le rôle des différenciations cytoplasmiques du suçoir micropylaire de l'albumen de *Veronica persica* POIR. dans la formation de cellulose. (Rev. gén. Bot., 25, II Festschr. f. BONNIER, 167—177, Taf. 7).
- DORSEY, M. J. (1914). Pollen development in the grape, with special reference to sterility. (Univ. Minnesota. agr. exp. Stat. Bull., 144, 1—60, Taf. 1—4).
- (1919). A study of sterility in the plum. (Genetics 4, 417—488, 5 Taf.).
- DRUDE, O. (1877). Ausgewählte Beispiele zur Erläuterung der Fruchtbildung bei den Palmen. (Bot. Ztg., 35, 601—613, 617—631, 633—639, Taf. 5—6).
- DUCAMP, L. (1901a). Développement de l'embryon chez le Lierre (*Hedera Helix*). (C. R. ac. Paris, 133, 651—653).
- (1901b). Recherches sur la formation de l'ovule et du sac embryonnaire dans les Araliacées. (C. R. ac. Paris, 133, 753—756).
- (1902). Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. (Ann. sc. nat. Bot. ser. 8, 15, 311—402, Taf. 6—13).
- DUDGEON, W. (1918). Morphology of *Rumex crispus*. (Bot. Gaz., 66, 393—421, Taf. 17—19).
- DUGGAR, B. M. (1899). On the development of the pollen grain and the embryo in *Bignonia venusta*. (Bull. Torr. Bot. Club, 26, 89—105, Taf. 352—354).
- (1900). Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. (Bot. Gaz., 29, 81—98, Taf. 1, 2).
- DUMÉE, P. (1910). Quelques observations sur l'embryon des Orchidées. (Bull. soc. bot. France, 57, 83—87, Taf. 6).
- DUNN, L. B. (1900). Morphology of the development of the ovule in *Delphinium exaltatum*. (Proc. Amer. Assoc. Adv. Science, 49, 284).
- DUTHIE, A. V. (1915). Note on apparent apogamy in *Pterygodium Newdigatae*. (Transact. Roy. Soc. South Africa, 5, 593—598, Taf. 42, 43).

- EDWARDS, J. G. (1920). Flower and seed of *Hedysosmum nutans*. (Bot. Gaz., 70, 409—424, Taf. 34—36).
- EGHIS, S. A. (1927). Experiments of interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. I. Hybridization between the species *N. rustica* L. and *N. Tabacum* L. — [Russisch mit engl. Zusammenf.]. (Bull. appl. Bot., Gen. a. Plant-Breeding, 17, 151—189).
- EICHINGER, A. (1907). Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. (Mitt. Bayr. bot. Ges., 2, 65—74, 81—93, Taf. 1—3).
- (1908). Beitrag zur Kenntnis und der systematischen Stellung der Gattung *Parnassia*. (Beih. bot. Centralbl., 23, 2. Abt., 298—317).
- (1910). Polyembryonie bei Pflanzen. — Ein Fall von Polyembryonie beim Weizen. (Naturw. Wochenschr., 25, 769—773).
- EICHLER, K. (1906a). Über die doppelte Befruchtung bei *Tragopogon orientalis*. (Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., 115, Abt. I, 841—856, 2 Taf.).
- (1906b). Über einen Kastrationsversuch bei *Tragopogon*. (Öst. bot. Ztschr., 56, 337—340).
- EKSTRAND, H. (1918). Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago*. (Svensk bot. Tidskr., 12, 202—206).
- ELFVING, F. (1879). Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. (Jenaische Ztschrift. f. Med. u. Nat., 18, 1—28, Taf. 1—3).
- ELKINS, M. G. (1914). The maturation phases in *Smilax herbacea*. (Bot. Gaz., 57, 32—53, Taf. 4—6).
- ELMORE, C. J. (1898). Some results from the study of *Allium*. (Bot. Gaz., 26, 277—278).
- ELST, P. VAN DER (1909). Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceen. (Diss. Utrecht, 1909).
- EMERSON, E. E. (1915). Anomalous endosperm development in maize and the problem of bud sports. (Ztschr. induct. Abst. u. Vererbungsl., 14, 241—259).
- (1921). Genetic evidence of aberrant chromosome behavior in Maize endosperm. (Am. Journ. of Bot., 8, 411—424).
- ENDO (1898). Anatomy and morphology of *Utricularia bifida*. (Bot. Mag. Tokyo, 12, 1—4, Japanisch).
- ENDRISS, W. (1902). Monographie von *Pilostyles ingae* KARST. (*Pilostyles Ulei* SOLMS-LAUB). (Flora, 91, 209—236, Taf. 20).
- ENGLER, A. (1876). Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. (Jb. wiss. Bot., 10, 275—316, Taf. 20—24).
- (1926). Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Bd. 14a. (Leipzig 1926).
- ENSIGN, M. R. (1919). Venation and senescence of polyembryonic Citrus plants. (Am. Journ. of Bot., 6, 311—329).
- ERNST, A. (1886). A new case of parthenogenesis in the vegetable kingdom. (Nature, 34, 549—552). Ref. Just, 14, 1, S. 611.
- ERNST, A. (1901). Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. (Flora 88, 37—77, Taf. 4—8).
- (1902). Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* SALISB. (Flora, 91, 1—46, Taf. 1—6).
- (1908a). Ergebnis neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. (Verh. schweizer. naturf. Ges., 91. Jahresvers., 1, 230—263).
- (1908b). Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. (B. d. b. G., 26a, 419—438).
- (1909). Apogamie bei *Burmannia coelestis*. (B. d. b. G., 27, 157—168, Taf. 7).
- (1913). Zur Kenntnis von Parthenogenesis und Apogamie bei Angiospermen. (Verh. schweiz. naturf. Ges., 96. Vers., 2. Teil, 1—13).
- (1914). Embryobildung bei *Balanophora*. (Flora, 106; 129—159, Taf. 1, 2).
- (1917a). Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. (Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, 62, 336—348).
- (1917b). Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. (Ztschr. induct. Abst. und Vererbungsl., 17, 203—250).
- (1918). Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Jena.
- (1921a). Apogamie oder dauernde Parthenogenesis? (Ztschr. induct. Abst. und Vererbungsl., 26, 144—160).
- (1921b). Die Nachkommenschaft aus amphimiktisch und apogam entstandenen Sporen von *Chara crinita*. (Ztschr. induct. Abst. und Vererbungsl., 25, 185—197).
- (1922). Chromosomenzahl und Rassenbildung. (Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich, 67, 75—108).

- ERNST, A. und BERNARD, Ch. (1910). Embryologie von *Thismia javanica* J. J. S. (Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas, IV). (Ann. Jard. Buitenzorg, 2. Ser., 8, 48—61, Taf. 14—17).
- (1911). Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* MIQU. und *Thismia Versteegii* SM. (Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas, VI.). (Ann. Jard. Buitenzorg, 2. Ser., 9, 70—77, Taf. 12—13).
- (1912a). Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmanna candida* ENGL. und *B. Championii* THW. (Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas, IX.). (Ann. Jard. Buitenzorg, 2. Ser., 10, 161—188, Taf. 13—17).
- (1912b). Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von *Burmanna coelestis* DON. (Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas, XII.). (Ann. Jard. Buitenzorg (2. Ser.), 11, 234—257, Taf. 19—22).
- siehe auch unter BERNARD, Ch. und ERNST, A.
- u. SCHMID, E. (1909). Embryosackentwicklung und Befruchtung bei *Rafflesia Patma* Bl. (B. d. b. G., 27, 176—185, Taf. 8).
- (1913). Über Blüte und Frucht von *Rafflesia*. (Ann. Jard. Buitenzorg, 2. Ser., 12, 1—58, Taf. 1—8).
- EVANS, A. T. (1919). Embryosac and embryo of *Pentstemon secundiflorus*. (Bot. Gaz., 67, 426—437, Taf. 12).
- FABER, F. C. v. (1912). Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. (Ann. Jard. Buitenzorg, 2. Ser., 10, (=25), 59—160, Taf. 1—12).
- FAIRCHILD, D. (1913). Reproduction in *Hibiscus*. (Amer. Breeder's Mag., 4). [Nicht gesehen].
- FAMILLER, J. (1896). Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. (Flora, 82, 133—168).
- FAMINTZIN, A. (1879). Embryologische Studien. (Mem. acad. sc. St. Petersbourg, 7. s., 26, No. 10).
- FARMER, J. B. (1898). On nuclear division in pollenmothercells of *Lilium Martagon*. (Ann. of Bot., 7, 393—396).
- (1895a). On the division of chromosomes in the first mitosis in the pollenmothercells of *Lilium*. (Journ. R. Micr. Soc., 501—504, Taf. 10).
- (1895b). Über Kernteilung in *Lilium*-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. (Flora, 80, 56—67, Taf. 2, 3).
- (1912). Telosynapsis und Parasynapsis. (Ann. of Bot., 26, 623—624).
- and MOORE, J. E. S. (1905). On the majotic phase (reduction divisions) in animals and plants. (Quat. Journ. micr. Soc. London, 48, 489—557, Taf. 34—41).
- FARR, C. H. (1916). Cytokinesis of the pollen-mothercells of certain dicotyledons. (Mem. New York Bot. Garden, 6, 253—317, Taf. 27—29).
- (1918). Cell division by furrowing in *Magnolia*. (Amer. Journ. of Bot., 5, 379—395, Taf. 30—32).
- (1922a). Quadripartition by furrowing in *Sisyrinchium*. (Bull. Torr. bot. Club, 49, 51—62, Taf. 2).
- (1922b). The meiotic cytokinesis of *Nelumbo*. (Am. Journ. of Bot., 9, 296—306, Taf. 15).
- FARR, W. K. (1920). Cell division of the pollen-mothercell of *Cobaea scandens alba*. (Bull. Torr. bot. Club., 47, 325—338).
- FARREL, M. E. (1914). The ovary and embryo of *Cyrtanthus sanguineus*. (Bot. Gaz., 57, 428—436, Taf. 24).
- FAURE, GIOV. (1911). Contributo all'embriogenesi delle Araliacee. (Ann. di Bot., 9, 323—325, Taf. 7).
- FERGUSON, M. C. (1907). Two embryosac mother cells in *Lilium longiflorum*. (Bot. Gaz., 43, 418—419).
- (1927). A cytological and a genetical study of *Petunia*. I. (Bull. Torr. Bot. Club, 54, 657—664, Taf. 35, 36).
- FERRARIS, T. (1902). Ricerche embriologiche sulle Iridacee. I. Embriologia del g. *Romulea Maratti*. (Annuario Istit. bot. Roma, 9, 221—241, Taf. 6, 7).
- FIGDOR, W. (1897). Über *Cotylanthera* BL. (Ann. jard. Buitenzorg, 14, 213—247, 2 Taf.).
- FINK, B. (1899). Contributions to the life history of *Rumex*. (Minnesota Bot. Stud., 2. Ser., 2, 137—153, Taf. 9—12).
- FINN, W. W. (1911). Zur Frage über die Entwicklung des Sexualprozesses bei den Anthophyten. (Sitzb. Nat. Kiew, 1911).
- (1921). On the sexual process in *Asclepias Cornuti*. (Ukrainian Bot. Mag. I, Kiew, 1921).

- FINN, W. W. (1925). Male cells in Angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti*. Bot. Gaz., 80, 1925, 1—25, Taf. 1—3).
- (1926). Spermazellen bei *Vincetoxicum* und *V. officinale*. (B. d. b. G., 44, 133—137).
- FISCHER, A. (1880). Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. (Jenaische Ztschr. Med. u. Nat. N. F., 7, 9—132, Taf. 2—5).
- FISCHER, Hugo, (1890). Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. (Diss. Breslau 1890).
- FISHER, G. C. (1914). Seed development in the genus *Peperomia*. (Bull. Torr. Bot. Club., 41, 137—156, 221—241, Taf. 3—6).
- FLEISCHER, E. (1874). Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. (Flora, 57, 369—375, 384—394, 401—411, 417—448, Taf. 6—8).
- FOLSOM, D. (1916). Studies in the morphology of *Yucca glauca*. (Minnesota Bot. Stud., 4, 427—435).
- FORENBACHER, A. (1913). Rasplodne prilike u roda *Potentilla*. — Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla*. (Rad Jugoslavenska Akademije znanosti umjetnosti 200. Matematičko — Prirodoslovni Razred 55, Zagreb, 132—160, 2 Taf.).
- (1914). Rasplodne prilike u roda *Potentilla*. — Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla*. (Auszug aus der im Rad 200 (1913) veröffentl. Abh.). (Bull. Akad. Zagreb, 1914, 86—97).
- FORSAITH, C. C. (1916). Pollen sterility in relation to the geographical distribution of some Onagraceae. (Bot. Gaz., 62, 466—487, 3 Taf.).
- FRANCINI, E. (1927a). L'embriologia del *Cynanchum acutum* L. (Nuovo giorn. bot. Ital. N. S., 34, 381—396).
- (1927b). L'embriologia del genere *Stapelia*. (Nuovo giorn. bot. Ital. N. S., 34, 403—408).
- FRANCK, W. J. (1911). Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het Suikerriet. (Diss. Delft). [Nicht gesehen].
- FRASER, H. C. J. and SNELL, J. (1911). The vegetative divisions in *Vicia faba*. (Ann. of Bot., 25, 845—855, Taf. 42 u. 43).
- FRIEMANN, W. (1910). Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanze. (Diss. Bonn).
- FRIES, Th. C. E. (1919). Der Samenbau bei *Cyanastrum* Oliv. (Svensk. bot. Tidskr., 13, 295—304).
- FRISENDAHL, A. (1912). Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien über *Myricaria germanica* Desv. (Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 48, Nr. 7).
- (1927). Über die Entwicklung chasmogamer und kleistogamer Blüten bei der Gattung *Elatine*. (Medd. Göteborgs bot. Trädgård — Acta horti Gothoburgensis, 3, 99—142).
- FRUWIRTH, C. (1914). Parthenogenesis bei Tabak. (Ztschr. f. Pflanzenzüchtung, 2, 95—97).
- FRYE, T. C. (1901). Development of the pollen in some Asclepiadaceae. (Bot. Gaz., 32, 325—331, Taf. 13).
- (1902). A morphological study of certain Asclepiadaceae. (Bot. Gaz., 34, 389—413, Taf. 13—15).
- (1903). The embryosac of *Casuarina stricta*. (Bot. Gaz., 36, 101—113, Taf. 17).
- and BLODGETT, E. B. (1904). A contribution to the life history of *Apocynum androsaemifolium*. (Bot. Gaz., 40, 49—53, Taf. 2).
- FUCHS, A. und ZIEGENSPECK, H. (1924). Aus der Monographie der *Orchis Traunsteineri*. IV. Chromosomen einiger Orchideen. (Bot. Archiv, herausg. v. MEZ, 5, 457—470).
- (1927). Die Dactylorchisgruppe der Ophrydeen. (Bot. Archiv, herausg. von C. MEZ, 19, 163—274).
- FULLMER, E. L. (1899). The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*. (Bot. Gaz., 28, 80—88, Taf. 7—8).
- FURLANI, J. (1904). Zur Embryologie von *Colechicum autumnale*. (Öst. bot. Ztschrift., 54, 318—324, 373—379, Taf. 7).
- GAGER, C. St. (1902). The development of the pollinium and sperm-cells in *Asclepias Cornuti* Decaisne. (Ann. of Bot., 16, 123—148, Taf. 7).
- GAGNEPAIN, F. (1913). Le pollen des plantes cultivées. (Bull. soc. bot. France, 60, 224—231).
- GAINES, E. F. and AASE, H. C. (1926). A haploid Wheat Plant. (Amer. Journ. of Bot., 13, 373—385).
- GANONG, W. F. (1898). Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. (Bot. Gaz., 25, 221—228, Taf. 16).

- GARD, M. (1913). Les éléments sexuels des hybrides de Vigne. (C. R. Acad. Paris, 157, 226—228).
- GATES, R. R. (1907). Pollen development in hybrids of *Oenothera lutea* \times *O. Lamarckiana*, and its relation to mutation. (Bot. Gaz., 43, 81—115, Taf. 2—4).
- (1908). A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. (Bot. Gaz., 46, 1—34, Taf. 1—3).
- (1909a). The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*. (Archiv f. Zellforschung, 3, 525—552).
- (1909b). Apogamy in *Oenothera*. (Science N. S., 30, 691—694).
- (1909c). The behavior of the chromosomes in *Oenothera lutea* \times *gigas*. (Bot. Gaz., 48, 178—199).
- (1911). The mode of chromosome reduction. (Bot. Gaz., 51, 321—344).
- (1914). On the apparent absence of apogamy in *Oenothera*. (Science N. S., 39, 87—88).
- (1915a). Heredity and mutations as cell phenomena. (Am. Journ. Bot., 2, 519—528).
- (1915b). The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. (London).
- (1920). A preliminary account of the meiotic phenomena in pollen mother-cells and tapetum of lettuce (*Lactuca sativa*). (Proc. Roy. Soc. London, B., 91, 216—223).
- (1923a). The trisomic mutants of *Oenothera*. (Ann. of Bot., 543—563, Taf. 11).
- (1923b). The Chromosomes of a triploid *Oenothera* hybrid. (Ann. of Bot., 565—569, Taf. 12).
- (1925). Pollen tetrad wall formation in *Lathraea*. (Cellule, 35, 47—60, 1 Taf.).
- and REES, E. M. (1921). A cytological study of pollen development in *Lactuca*. (Ann. of Bot., 35, 365—398, Taf. 16—19).
- GATIN, C. L. (1905a). Quelques cas de polyembryonie chez plusieurs espèces de palmiers. (Rev. gén. Bot., 17, 60—66).
- (1905b). Un cas de polyembryonie chez le *Musa Ensete*. (Bull. Soc. bot. France, 52, 277—278).
- GAUMANN, E. (1918). Über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragaceen. Vorläuf. Mitt. (Svensk. bot. Tidskr., 12, 268—269).
- (1919). Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. (Recueil trav. bot. néerland, 16, 1919, 285—322).
- GEERTS, J. M. (1908). Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana*. (B. d. b. G., 26a, 608—614).
- (1909). Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. (Rec. trav. bot. Néerl., 5, 91—206, Taf. 5—22).
- GIBBS, L. S. (1904). Note on floral anomalies in species of *Cerastium*. (The new Phytologist, 3, 243—247).
- (1907). Notes on the development and structure of the seed in the *Alsinoideae*. (Ann. of Bot., 21, 25—55, Taf. 5, 6).
- GIBELLI, F. e FERRERO, F. (1891). Intorno allo sviluppo dell'ovulo e del seme della *Trapa natans* L. Ricerche di anatomia e di morfologia. (Malpighia, 5, 156—218, Taf. 10—20).
- (1895). Ricerche di anatomia e morfologia intorno allo sviluppo del fiori et del frutto della *Trapa natans*. (Malpighia, 9, 379—437, Taf. 11—15).
- GIGER, E. (1913). *Linnaea borealis* L. Eine monographische Studie. (Beih. z. bot. Centralblatt 30, 2. Teil, 1—78).
- GILTÄY, E. (1893). Über den direkten Einfluß des Pollens auf die Frucht und Samenbildung. (Jb. wiss. Bot., 25, 489—509, Taf. 23).
- GLIŠIĆ, LJUBIŠA, (1924). Development of the X-generation and embryo in *Ramondia*. [In serbischer Sprache u. Schrift mit englischer Zusammenfassung]. (Diss. Belgrad, 95 S., 52 Fig. u. 2 Taf.).
- (1927). Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis* FRIV. (Bull. Inst. et Jardin bot. Univ. Belgrade, 1, 1—13).
- GOEBEL, K. (1880). Zur Embryologie der Archegoniaten. (Arb. bot. Inst. Würzburg, herausg. v. Sachs, 2, 436—451).
- (1889). Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Teil. (Marburg).
- (1900). Bemerkungen zu vorstehender Mitteilung. (MÖBIUS, Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche.). (Biol. Centralbl., 20, 571—572).
- (1923). Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 3. Teil: Spezielle Organographie der Samenpflanzen. (Jena).
- und SÜSSENGUTH, K. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Burmanniaceen. (Flora, 117, 55—90, Taf. 2a, 3).

- GOLDPLUS, M. (1898/9). Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des Antipodes chez les Composées. (Journ. Bot. France, 12, 374—384; 13, 9—17, 49—59, 87—96, Taf. 1—6).
- GOLDSCHMIDT, R. (1912). Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die doppeltreziproken Bastarde von DE VRIES. (Arch. f. Zellforsch., 9, 331—344).
- (1916). Nochmals über die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde. (Genetics, 1, 348—353, Taf. 4).
- GOLINSKI, S. J. (1893). Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynoeceums der Gräser. (Bot. Centralbl., 55, 1—17, 65—72, 129—134, 3 Taf.).
- GOODSPEED, T. H. (1915). Parthenogenesis, parthenocarp and phenospermy in *Nicotiana*. (Univ. Calif. Public. Bot., 5, 249—272, Taf. 35).
- (1923). A preliminary note on the cytology of *Nicotiana* sp. and hybrids. (Svensk. bot. Tidskr., 17, 472—478).
- GORDON, M. (1922). The development of endosperm in cereals. (Proc. R. Soc. Victoria N. S., 34, 105—106, Taf. 2).
- GOW, J. E. (1907). Morphology of *Spathyema foetida*. (Bot. Gaz., 43, 131—136).
- (1908a). Embryogeny of *Arisaema triphyllum*. (Bot. Gaz., 45, 38—44).
- (1908b). Studies in Araceae. (Bot. Gaz., 46, 35—42, Taf. 4—6).
- (1913). Observations on the morphology of the Aroids. (Bot. Gaz., 56, 127—142).
- GRAF, J. (1921). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. (Beih. bot. Centralbl., 38, 1, 405—454, Taf. 10, 11).
- GRAVES, A. H. (1908). The morphology of *Ruppia maritima*. (Transact. Connecticut Akad. Arts Sci. New Haven, 14, 59—170, Taf. 1—4).
- GREEN, J. R. (1894). Germination of pollen-grain and nutrition of pollen tube. (Ann. of Bot., 8, 225—229).
- (1895). Researches on the germination of the pollen grain and the nutrition of the pollen tube. (Philos. Transact. R. Soc. London, 185, 385—409).
- GREENE, E. S. (1898). Parthenogenesis in common plants. (Plant World, 1, 102—103).
- GRÉGOIRE, V. (1899). Les cinèses polliniques chez les Liliacées. (Cellule, 16, 235—297, 2 Taf.).
- GREGORY, R. P. (1905). The abortive development of the pollen in certain Sweet-peas. (*Lathyrus odoratus*). (Proc. Cambridge Phil. Soc., 13, 143—157, Taf. 1, 2).
- GRIMM, J. (1912). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Rhus* und *Coriaria*. (Flora, 104, 309—334, Taf. 10, 11).
- GROSSBARD, S. (1924). Développement du pistil chez l'Urticée *Girardinia zeylanica* DCNE. (Bull. Acad. Polon. Cl. math. et nat. Sér. B. Sci. nat., 1924, 437—443, Taf. 32).
- GSCHIEDLE, A. (1924). Über Haustorienbildung in der Gattung *Veronica*. (Flora, 117, 144—172).
- GUÉGUEN, F. (1900). Recherches sur le tissu collecteur et conducteur des Phanérogames. Notes préliminaires. (Journ. de Bot., 14, 140—148, 165—172).
- (1901—1902). Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. (Journ. de Bot., 15, 265—300; 16, 15—30, 48—65, 167—180, 280—286, 300—313).
- GUÉRIN, P. (1898). Structure particulière du fruit de quelques Graminées. Journ. de Bot., 12, 365—374).
- (1901). Développement de la graine et en particulier du tégument séminal de quelques Sapindacées. (Journ. de Bot., 15, 336—362).
- (1903). Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. (Journ. de Bot., 17, 101—108).
- (1904). Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. (Paris, Thèse).
- (1913). Le tégument séminal et les trachées nucellaires de Thyméléacées. (C. R. Ac. Paris, 156, 398—400).
- (1915). Reliquiae Treubianae. I. Recherches sur la structure de l'ovule et de la graine des Thyméléacées. (Ann. jard. bot. Buitenzorg, 29).
- (1917). Sur l'étamine et le développement du pollen des Sanges. (C. R. Akad. Paris, 165, 1009—1012).
- (1919). Développement de l'anthere et du pollen des Labiées. (C. R. Acad. Paris, 168, 182—185).
- (1924). Le développement de l'anthere et du pollen chez les Gentianes. (C. R. Acad. Paris, 179, 1620—1622).

- GUÉRIN, P. (1925). L'anthere des Gentianacées. Développement du sac pollinique. (C. R. Acad. Paris, 180, 852—854).
- (1926). Le développement de l'anthere chez les Gentianacées. (Bull. soc. bot. France, 73, 5—18).
- (1927). Le développement de l'anthere et du pollen chez les Liliacées (*Sansevieria*, *Liriope*, *Ophiopogon*, *Peliosanthes*). (Bull. soc. bot. France, 74, 102—107).
- GUIGNARD, L. (1880a). Sur la pluralité des noyaux dans le suspenseur embryonnaire de quelques plantes. (Bull. soc. bot. France, 27, 191—193).
- (1880b). Note sur la structure et les fonctions du suspenseur chez quelques Légumineuses. (Bull. soc. bot. France, 27, 253—257).
- (1881a). Recherches d'embryogénie végétale comparée. I. *Legumineuses*. (Ann. sci. nat. Bot., sér. 6, 12, 5—166, Taf. 1—8).
- (1881b). Sur la polyembryonie chez quelques Mimosées. (Bull. Soc. bot. France, 28, 177—179).
- (1881c). Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. (Bull. soc. bot. France, 28, 197—201).
- (1881d). Note sur l'embryogénie du genre *Lupinus*. (Bull. soc. bot. France, 28, 231—235).
- (1882a). Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. sci. nat. Bot., 6. sér., 13, 136—199, Taf. 3—7).
- (1882b). Recherches sur le développement de l'anthere et du pollen chez les Orchidées. (Ann. sci. nat. Bot., 6. sér., 14, 26—45, Taf. 2).
- (1883). Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. C. R. Acad. Paris, 97).
- (1884). Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. (Ann. sci. nat. Bot., sér. 6, 17, 5—59, Taf. 1—5).
- (1885a). Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. (Ann. sci. nat. Bot., sér. 6, 20, 310—372, Taf. 15—18).
- (1885b). Observations sur les Santalacées. (Ann. sci. nat. Bot., 7. sér., 2, 181 bis 202, Taf. 12—14).
- (1886a). Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées. (Bull. soc. bot. France, 33, 276—280).
- (1886b). Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. (Ann. sci. nat. Bot., sér. 7, 4, 202—240, 2 Taf.).
- (1886c). Sur les organes reproducteurs des hybrides végétaux. (C. R. Acad. Paris, 103, 769—772).
- (1886d). Sur la stérilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux. (Bull. soc. Bot. Lyon, 2. sér., 4, 66—75).
- (1886e). Quelques observations sur les ovules et la fécondation des Cactées. (Bull. soc. Bot. Lyon, 2. sér., 4, 18—22).
- (1886f). Sur les effets de la pollinisation chez les Orchidées. (C. R. Acad. Paris, 103, 219—221).
- (1887). Observations sur les causes de stérilité des hybrides. (Bull. soc. bot. Lyon).
- (1889). Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. (Bull. Soc. Bot. France, 36, C—CXLVI, Taf. 2—5).
- (1890a). Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation. (C. R. Acad. Paris, 110, 590—592).
- (1890b). Sur la mode d'union des noyaux sexuels dans l'acte de la fécondation. (C. R. Ac. Paris, 110, 726—728).
- (1891a). Sur l'existence des sphères attractives chez les végétaux. (C. R. Ac. Paris, 112, 539—542).
- (1891b). Nouvelles études sur la fécondation. (Ann. sc. nat. Bot., sér. 7, 14, 163—296, Taf. 9—18).
- (1891c). Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux. (C. R. Ac. Paris 112, 1074—1076).
- (1891d). Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation. (C. R. Ac. Paris, 112, 1320—1322).
- (1893). Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. (Journ. de Bot., 7, 1—14, 21—34, 57—66, 97—106, 140—153, 205—214, 241—250, 282—296, 303—311).
- (1897). Les centres cinétiques chez les végétaux. (Ann. sci. nat. Bot., sér. 8, 6, 177—220, Taf. 9—11).

- GUIGNARD, L. (1898). Sur le mode particulier de formation du pollen chez les *Magnolia*. (C. R. Acad. Paris, 127, 594—596).
- (1899a). Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*. (C. R. Ac. Paris, 128, 202—207).
- (1899b). Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. (C. R. Ac. Paris, 128, 864—871, auch abgedruckt in: Rev. gén. bot., 11, 129—135, Taf. 4).
- (1899c). Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. (Volume jubilaire du cinquantenaire de la soc. de Biologie, Paris, 189—198).
- (1899d). Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas maior*. (Arch. d'anat. microscopique, 2, 455—509, Taf. 19, 20).
- (1900a). L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. (Ann. sc. nat., 8. sér., Bot. 11, 365—387, Taf. 9—11).
- (1900b). Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les végétaux angiospermes. (C. R. Ac. Paris, 131, 153—160).
- (1901a). La double fécondation dans le *Najas major*. (Journ. de Bot., 15, 205—213).
- (1901b). Sur la double fécondation chez les Solanées et les Gentianées. (C. R. Ac. Paris, 133, 1268—1272).
- (1901c). La double fécondation dans le maïs. (Journ. de Bot., 15, 37—50).
- (1901d). La double fécondation chez les Rénonculacées. (Journ. de Bot., 15, 394—408).
- (1902a). La double fécondation chez les Solanées. (Journ. de Bot., 16, 145 bis 167).
- (1902b). Sur la double fécondation chez les Crucifères. (C. R. Ac. Paris, 135, 497—499).
- (1902c). La double fécondation chez les Crucifères. (Journ. de Bot., 16, 361—368).
- (1903a). La formation de l'embryon chez *Hypocymum*. (Journ. de Bot., 17, 33—44).
- (1903b). Remarques sur la formation du pollen chez les *Asclépiadées*. (C. R. Ac. Paris, 137, 19—24).
- (1904). La double fécondation chez les Malvacées. (Journ. de Bot., 18, 296—308).
- (1915a). Sur la formation du pollen. (C. R. Ac. Paris, 160, 428—433).
- (1915b). Nouvelles observations sur la formation du pollen chez certaines Monocotylédones. (C. R. Ac. Paris, 161, 623—625).
- (1917a). Sur le développement et la structure de l'ovule chez les Apocynacées et les Asclépiadacées. (C. R. Ac. Paris, 165, 981—987).
- (1917b). L'ovule chez les Apocynacées et les Asclépiadacées. (Mém. de l'acad. des sc. de l'Institut de France, 2. sér., 55, 1—34).
- (1922a). La fécondation et la polyembryonie chez les *Vincetoxicum*. (Mém. de l'acad. des sc. de l'Institut de France, 2. sér., 57, 1—25).
- (1922b). Sur l'existence de corps protéiques dans le pollen de diverses Asclépiadacées. (C. R. Ac. Paris, 1015—1020).
- GUILLIERMOND, A. (1919). Sur le chondriome et les formations ergastoplasmiques du sac embryonnaire des Liliacées. (C. R. Ac. Paris, 169, 300—303).
- (1920). Sur l'évolution du chondriome pendant la formation de pollen de *Lilium candidum*. (C. R. Ac. Paris, 170, 1003—1006).
- HAASE-BESSEL (1921). Digitalisstudien II. (Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, 27, 1—26).
- HABERLANDT, G. (1921a). Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera lamarckiana*. (Sitzb. preuß. Ak., 40, 695—725).
- (1921b). Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. (Sitzb. preuß. Ak., 51, 861—881).
- (1922a). Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. (Sitzb. Ak. Berlin, 1922, XXV, 386—406, Taf. 1).
- (1922b). Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie. (Biol. Zentralbl., 42, 145—172).
- (1923a). Über die Ursache des Ausbleibens der Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger parthenogenetischer Angiospermen. Sitzb. preuß. Ak., 1923, 283—294, Taf. 4).
- (1923b). Zur Embryologie von *Allium odorum*. (B. d. b. G., 41, 174—179).

- HABERLANDT, G. (1923c). Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. (Beitr. z. allg. Bot., herausg. v. G. HABERLANDT, 2, 1—53).
- (1925). Zur Embryologie von *Allium odorum* L. (B. d. b. G., 43, 559—564).
- (1927). Zur Zytologie und Physiologie des weiblichen Gametophyten von *Oenothera*. (Sitzb. preuß. Akad. Wiss., 1927, 33—47).
- HABERMANN, A. (1906). Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. (Beih. bot. Centralbl., 20, 1. Abt., 300—317, Taf. 13).
- HÄUSER, R. (1916). Untersuchungen an Makrogametophyten der Piperaceen. (Beitr. zur allg. Bot., 1, 115—149).
- HAGEDOORN, A. C. u. A. L. (1914a). Another hypothesis to account for Dr. SWINGLES experiments with *Citrus*. (Am. Natural., 48, 446—448).
- (1914b). Parthenogenese bij hoogere planten. (Teysmannia, 27, 643—656, 1 Taf.) [Nicht gesehen].
- (1924). Parthenogenesis in *Cucurbita*. (Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, 34, 186—213).
- HAGERUP, O. (1926). Kønseleenes bygning og udvikling hos *Koenigia islandica* L. (Meddelelser om Grønland, 58, 199—204).
- HAGUE, S. (1911). A morphological study of *Diospyros virginiana*. (Bot. Gaz., 52, 34—44, Taf. 1—3).
- HÅKANSSON, A. (1921). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. (Bot. Notis., 189—220, 257—268).
- (1923). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. (Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, 18, Nr. 7, 1 Taf.).
- (1924). Beiträge zur Cytologie eines *Epilobium*-Bastardes. (Bot. Notis., 269—278).
- (1925). Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. (Hereditas, 6, 257—274).
- (1926). Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2, 21, Nr. 10).
- (1927a). Der sechzehnkernige Embryosack von *Azorella trifurcata* (GAERTN.) HOOK. (B. d. b. G., 45, 654—664).
- (1927b). Die Chromosomen einiger Scirpoideen. (Hereditas, 10, 277—292).
- HALL, J. G. (1902). An embryological study of *Limncharis emarginata*. (Bot. Gaz., 33, 214—219, Taf. 9).
- HALSTED, B. D. (1887). Three nuclei in pollen grains. (Bot. Gaz., 12, 285—288).
- HAMMOND, H. S. (1908). The embryology of *Oxalis corniculata*. (Ohio Nat., 8, 261 bis 264).
- HANAUSEK, T. F. (1895). Über symmetrische und polyembryonische Samen von *Coffea arabica* L. (B. d. b. G., 13, 73—78, 1 Taf.).
- HANCE, R. T. (1915). Pollen development and degeneration in *Zebrina pendula*, with special reference to the chromosomes. (Bull. Torr. bot. Club, 42, 63—70, Taf. 3—5).
- HANNIG, E. (1911). Über die Bedeutung der Periplasmodien. (Flora 102, 335—382).
- HANSTEIN, J. (1870). Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen. (HANSTEINs bot. Abhandlungen, 1, 1. Heft).
- (1877). Die Parthenogenesis der *Caclobogyne ilicifolia*. (HANSTEINs bot. Abhandlungen, 3, Bonn).
- HARLAN, H. V. and POPE, M. N. (1925). Some cases of apparent single fertilization in Barley. (Am. Journ., Bot. 12, 50—53, Taf. 6).
- HARTIG, T. (1858). Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeimes. (Leipzig).
- HARTMANN, A. (1923). Zur Entwicklungsgeschichte und Biologie der Acanthaceen. (Flora, 116, 216—258, Taf. 4).
- HARTOG (1891). Some problems of reproduction: a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. (Quarterly Journ. Microsc. Science 11.) Zitiert von W. [ORSDELL] 1903.
- HARVEY, L. H. (1917). Polyembryony in *Quercus alba*. (Ann. Rep. Michigan Ac. Sc. 19, 329—331).
- HEATLEY, M. (1916). A study of the life history of *Trillium cernuum*. (Bot. Gaz., 61, 425—429, Taf. 27).
- HEEL, J. P. D. (1925). Onderzoekingen over de ontwikkeling van de anthere, van de zaadknop en van hed zad bij *Beta vulgaris* L. (Thesis Delft.) [Nicht gesehen].
- HEGELMAIER, F. (1874). Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. (Bot. Zeitg., 32, 631—639, 648—686, 688—719, Taf. 10, 11).
- (1878). Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung dicotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monocotyledonen. (Stuttgart).

- HEGELMAIER, F. (1880a). Zur Embryogenie und Endospermentwicklung von *Lupinus*. (Bot. Ztg., 38, 65—73, 81—91, 97—104, 121—137, 145—151, Taf. 1—2).
- (1880b). Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dicotyledonen-Keimträger. (Bot. Ztg., 38, 497—506, 513—522).
- (1885). Untersuchungen über die Morphologie des Dicotyledonen-Endosperms. (Nova acta Leop. Carol. Akad. Naturf., 49, Nr. 1).
- (1886). Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. (Bot. Ztg., 44, 529—539, 545—555, 561—578, 585—596, Taf. 4).
- (1889). Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. (Bot. Zeitung, 47, 805—812, 821—826, 837—842, Taf. 11).
- (1891). Über die partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsackes. (B. d. b. G., 9, 257—266, Taf. 15).
- (1895). Über die Orientierung des Keimes im Angiospermen-Samen. (Bot. Ztg. 1895, 143—173).
- (1897). Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. (Bot. Ztg., 55, 133—140, Taf. 3).
- (1901). Über einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie. (B. d. b. G., 19, 489—499).
- (1903). Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* JACQU. (*purpurata* THUILL.). (B. d. b. G., 21, 6—19, Taf. 2).
- HEILBORN, O. (1918). Zur Embryologie und Zytologie einiger *Carex*-Arten. (Svensk bot. Tidskr., 12, 212—224).
- (1921a). Taxonomical and cytological studies on cultivated Ecuadorian species of *Carica*. (Arkiv för Botanik, 17).
- (1921b). Notes on the cytology of *Ananas sativus* LINDL. and the origin of its parthenocarp. (Arkiv för Botanik, 17).
- (1922). Die Chromosomenzahlen der Gattung *Carex*. (Svensk bot. Tidskr., 16, 271—274).
- (1924). Chromosome numbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus *Carex*. (Hereditas, 5).
- (1926). Bidrag till Violaceernas cytologi. (Svensk bot. Tidskr., 20, 414—419).
- HEIMANN-WINAWER, P. (1919). Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale* L. (Arbeiten Inst. allg. Bot. und Pflanzenphys. Univ. Zürich, 21).
- HEIMERL, A. (1887). Beiträge zur Anatomie der Nyctagineen. I. Zur Kenntnis des Blütenbaues und der Fruchtentwicklung einiger Nyctagineen (*Mirabilis Jalapa* L. und *longiflora* L., *Oxybaphus nyctagineus* SWEET.). (Denkschr. Akad. Wien, math.-nat. Cl., 33, 2. Abt., 61—78).
- HEIMLICH, L. F. (1927a). Microsporogenesis in the Cucumber. (Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, 13, 113—115).
- (1927b). The development and anatomy of the staminate flower of the Cucumber. (American Journ. of Bot., 14, 227—237, Taf. 24—26).
- HENCKEL, A. (1924). Die ökologische Bedeutung der Teile des weiblichen Befruchtungsapparates der Angiospermen. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung). Bull. de l'Institut des recherches biologiques et la Station Biolog. Univ. Perm., 3, 157—161).
- HÉRAIL, J. (1889). Organes reproducteurs et formation de l'oeuf chez les Phanérogames. Paris. (Ref. Beih. Bot. C. 1891, 272—274; JUST 1890, I, 609—611).
- HERIBERT-NILSSON, N. (1911). Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. (Bot. Notiser, 1911, 19—28).
- (1920). Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. (Hereditas, 1, 41—67).
- HERMS, W. B. (1907). Contribution to the life history of *Asimina triloba*. (Ohio Nat., 8, 211—216).
- HERRIG, F. (1919). Über Spermazellen im Pollenschlauche der Angiospermen. (B. d. b. G., 37, 450—453).
- (1922). Über Fragmentation und Teilung der Pollenschlauchkerne von *Lilium candidum* L. (Beitr. allg. Bot. herausg. von HABERLANDT, 2, 403—411).
- HERZFELD, ST. (1922). *Ephedra campylopoda* MEY., Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 98, Nr. 12).
- HEUSSER, C. (1919). Over de voortplantingsorganen van *Hevea Brasiliensis*. (Archief voor Rubbercultuur in Nederlandsch-Indie, 3, 455—514).
- HEUSSER, K. (1915). Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum*. (Beih. bot. Centralbl., Abt. I, 32, 218—277).

- HIELSCHER, T. (1879). Anatomie und Biologie der Gattung *Streptocarpus*. (Beitr. z. Biologie d. Pf. herausg. v. F. COHN, 3, 1—24, Taf. 1—3).
- HIERONYMUS, G. (1873). Beiträge zur Kenntnis der Centrolepidaceen. (Abh. naturf. Ges. Halle, 12, 115—222, 4 Taf.).
- HILDEBRAND (1863). Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollens. (Bot. Ztg., 21).
- HILL, T. G. (1900). The structure and development of *Triglochin maritimum*. (Ann. of Bot., 14, 83—107, Taf. 6, 7).
- HIMMELBAUR, W. (1909). Eine blütenmorphologische Studie über *Datisca cannabina*. (Sitzb. Ak. Wien, math.-nat. Kl., 118, 92—113, 1 Taf.).
- (1911). Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum*. (Jb. Hamburg. wiss. Anstalten, 29, 1911).
- (1926). Die Entwicklungsgeschichte von *Crocus sativus* L. (TSCHIRCH-Festschr., herausg. v. THOMS, Leipzig).
- HIORTH, G. (1926). Zur Kenntnis der Homozygoten-Eliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei *Oenothera*. (Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, 43, 171—237).
- HOAR, C. S. (1916). Sterility as the result of hybridization and the condition of Pollen in *Rubus*. (Bot. Gaz., 62, 370—388, Taf. 10—12).
- HOFMEISTER, W. (1847). Untersuchungen des Vorganges bei der Befruchtung der Oenotheren. (Bot. Ztg., 5, 785—792, Taf. 8).
- (1848). Über die Entwicklung des Pollens. (Bot. Ztg., 6, 425—434, 649—658, 670—674, Taf. 4 u. 6).
- (1849). Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. (Leipzig).
- (1851). Zur Entwicklungsgeschichte des Embryos der Personaten. (Flora, 34, 449—457).
- (1852). Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera*. (Bot. Ztg., 10, 121—131, 137 bis 149, 157, Taf. 3).
- (1855). Embryologisches. (Flora, 38, 257—266).
- (1856). Übersicht neuerer Beobachtungen der Befruchtung und Embryobildung der Phanerogamen. (Ber. sächs. Ges. Wiss., math.-nat. Cl., 77—102).
- (1858). Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. (Jb. wiss. Bot., 1, 82—190, Taf. 7—10).
- (1859). Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellteilung wachsendem Endosperm. (Abh. kön. sächs. Ges. Wiss., 6, 535—672, Taf. 1—27).
- (1861). Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. (Abh. kön. sächs. Ges. Wiss., 7, 629—760, Taf. 1—25).
- (1867). Lehre von der Pflanzenzelle. (Leipzig).
- HOLFERTY, G. M. (1901). Ovules and embryo of *Fotumogeton natans*. (Bot. Gaz., 31, 339—346).
- HOLM, TH. (1897). *Obolaria virginica* L. A morphological and anatomical study. (Ann. of Bot., 11, 369—383).
- HOLMAN, R. M. und BRUBAKER, F. (1926). On the longevity of pollen. (Univ. California publ. in Bot., 13, 179—204).
- HOLMGREN, J. (1913). Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. (Svensk bot. Tidskr., 7, 58—77, Taf. 1).
- (1915). Die Entwicklung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria*. (Svensk bot. Tidskr., 9, 171—183).
- (1916). Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. (Vorl. Mitt.). (Svensk bot. Tidskr., 10, 263—269).
- (1919). Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. (Kungl. Svenska Vetensk. akad. Handl., 59, Nr. 7).
- HORNE, A. S. (1909). The structure and affinities of *Davidia involucreata* BAILL. (Transact. Linn. soc. London [2], 7, 303—326).
- (1914). A contribution to the study of evolution of the flower, with special reference to the Hamamelidaceae, Caprifoliaceae and Cornaceae. (Transact. Linn. Soc. London [2], 8. Bot., 239—309, Taf. 28—30).
- HOWARD, G. and KASHI, RAM. (1925). Studies in Indian tabaccos. No. 4. Parthenocarp and parthenogenesis in two varieties of *N. tabacum* var. *Cuba* and var. *Mirodato*. (Mem. Dep. Agric. Ind. Bot. Ser., 13, 1—16; Ref. in Bot. Centralbl., N. F., 7, [149], 1926).
- HOWE, D. T. (1922). A preliminary notice concerning the development of the embryosac in *Grindelia squarrosa*. (Proc. Nebraska Acad. Sci., 5).

- HOWE, D. T. (1926). Development of embryosac in *Grindelia squarrosa*. (Bot. Gaz., 81, 280—296, Taf. 18, 19).
- HUBER, J. A. (1924). Zur Morphologie von *Mesembrianthemum*. (Bot. Archiv herausg. von MEZ, 5, 7—25).
- D'HUBERT, E. (1896). Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. (Ann. sc. nat. Bot., Sér. 8, 2, 37—128, Taf. 1—3).
- HUIE, L. H. (1895). On some protein-chrystalloids and their probable relation to the nutrition of the pollen-tube. (Cellule, 11, 81—92, 1 Taf.).
- HULL, E. D. (1915). Polyembryony in *Opuntia Rafinesquii*. (Am. Bot., 21, 56—57).
- HUMPHREY, J. E. (1896). The development of the seed in Scitamineae. (Ann. of Bot., 10, 1—40, Taf. 1—4).
- HUMPHREY, L. E. (1914). A cytological study of the stamens of *Smilax herbacea*. (Ohio Natur., 15, 357—369).
- HUNZIGER, J. (1920). Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma* BL. (Diss. Zürich).
- HUS, H. T. A. (1904). Spindle-formation in the pollen mother cells of *Cassia tomentosa* L. (Proc. Calif. Acad. Sci., 3. sér., Bot. 2, 328—350, Taf. 30—32).
- HUSS, H. A. (1906). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. (Beih. bot. Centralbl., 20, 1. Abt., 77—174, Taf. 4—9).
- HYDE, E. (1909). The reduction division in the anthers of *Hyacinthus orientalis*. (Ohio Natural., 9, 539—544).
- IKEDA, T. (1902). Studies in the physiological functions of the antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae. I. *Tricyrtis hirta*. (Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, 5, 41—72, Taf. 3—6).
- IKENO, S. (1910). Sind alle Arten der Gattung *Taraxacum* parthenogenetisch? (B. d. b. G., 28, 394—397).
- (1916). Notes sur les résultats de l'hybridization artificielle de quelques espèces du genre *Salix*. (Bot. Mag. Tokyo, 30, 316—320).
- IRMSCHER, E. (1925). Begoniaceae. (ENGELER-PRANTL., Nat. Pfl.-Fam., 2. Aufl., 21, 565).
- ISHIKAWA, C. (1897). Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L., ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche. (Bull. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 10, 193—224, Taf. 16, 17).
- ISHIKAWA, M. (1911). Cytologische Studien an Dahlien. (Bot. Mag. Tokyo, 5).
- (1916). A list of the number of chromosomes. (Bot. Mag. Tokyo, 30, 404—448).
- (1917). Über die Typen des Embryosackes der Angiospermen (Japanisch). (Bot. Mag. Tokyo, 31, [129]—[140]).
- (1918). Studies on the embryosac and fertilization in *Oenothera*. (Ann. of Bot., 279—317, Taf. 7).
- (1921). On the chromosomes of *Lactuca*. (Bot. Mag. Tokyo, 35, [153]).
- JACOBSSON-PALAY, R. (1920a). Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'*Arum maculatum*. (Bull. soc. bot. Genève, 2. Sér., 12, 55—64).
- (1920b). Sur le suçoir de l'*Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. et le rôle de la région chalazienne, du sac embryonnaire. (Bull. soc. bot. Genève, 2. Sér., 12, 87—92).
- (1920c). Étude sur la pollinisation et l'embryologie du *Sweetia longifolia* BOISS. (Bull. soc. bot. Genève, 2. Sér., 12, 65—86).
- (1920d). Le periplasmodium dans les anthères de l'*Arum maculatum*. (Bull. soc. bot. Genève, 2. sér., 12, 306—318).
- JACOBSSON-STIASNY, E. (1913a). Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei anderen *Rosales*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 89).
- (1913b). Versuch einer histologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Papilionaceae. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 122, Abt. I).
- (1914a). Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 123, Abt. I).
- (1914b). Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceae. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 123, Abt. I).
- (1916). Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehnknöchigen Embryosäcken. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 125, Abt. I).
- (1918). Zur Embryologie der Aristolochiaceae. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 95).
- JAENSCH, O. (1905). Beitrag zur Embryologie von *Ardisia crispa* A. DC. (Diss. Breslau).

- JANCHEN, C. (1923). Das Verhalten der Geschlechtsfaktoren bei der Embryosackbildung der Blütenpflanzen. (Ztschr. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, 31, 261—267).
- JANET, CH. (1912). Le sporophyte et le gamétophyte du végétal; le soma et le germe de l'insecte. (Limoges).
- (1913). Sur l'origin parthénogénétique du gamétophyte. (Limoges).
- JARETZKY, R. (1927). Die Degenerationerscheinungen in den Blüten von *Rumex flexuosus* FORST. (Jb. wiss. Bot., 66, 301—320).
- JAUCH, B. (1918). Quelques points de l'anatomie et de la biologie des Polygalacées. (Bull. soc. bot. Genève, 2. Sér., 10, 47—84).
- JEFFREY, E. E. (1895). Polyembryony in *Erythronium americanum*. (Ann. of Bot., 9, 537—541, Taf. 19).
- JENSEN, G. H. (1918). Studies on the morphology of wheat. (Washington Agr. Exp. Sta. Bull., 150). (Zitiert nach WEATHERWAX 1918).
- JÖNSSON, B. (1879). Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. (Lunds Univ. Årsskr., 16).
- (1881). Ytterligare bidrag till kännedom om Angiospermernas embryosäck-utveckling. (Bot. Notiser 1881, 169—187).
- (1883). Polyembryoni hos *Trifolium pratense*. (Bot. Notiser 1883, 135—137).
- (1884). Om befruktningen hos släktet *Najas* samt hos *Callitriche autumnalis*. (Lunds Univ. Årsskr., 20).
- JØRGENSEN, C. A. (1923). Studies on Callitrichaceae. (Bot. Tidsskr. 38, 81—126).
- (1925). Zur Frage der systematischen Stellung der Callitrichaceen. (Jb. wiss. Bot., 64, 440—442).
- JOHN, A. (1907). Mitteilungen über die Embryoentwicklung von *Caltha palustris*. (Lotos, naturw. Ztschr. Prag, 1907, 41—47, 1 Taf.).
- JOHNSON, D. S. (1900a). On the development of *Saururus cernuus* L. (Bull. Torr. bot. Club, 27, 365—372, Taf. 23).
- (1900b). The embryosac of *Peperomia pellucida*. (Proc. American Assoc. f. the Advancement of Sc., 49).
- (1900c). On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida*. (Bot. Gaz., 30, 1—11, Taf. 1).
- (1902a). On the development of certain Piperaceae. (Bot. Gaz., 34, 321—340).
- (1902b). The embryology and germination of the genus *Peperomia*. (Science, 15).
- (1902c). The development of the embryosac in *Piper* and *Heckeria*. (John Hopkins Univ. Circular, 21, 85—86).
- (1905). Seed development in the *Piperales* and its bearing on the relationship of the order. (John Hopkins Univ. Circular N. S., No. 5 [= No. 178], 28—31).
- (1907). A new type of embryosac in *Peperomia*. (John Hopkins Univ. Circular, N. S., No. 3 [= 195], 19—21, Taf. 5, 6).
- (1910). Studies in the development of Piperaceae. I. The suppression and extension of sporogenous tissue in the flower of *Piper betel* L. var. *monoicum*. C. DC. (Journ. Exp. Zool., 9, 715—749).
- (1914). Studies in the development of the Piperaceae. II. The structure and seed-development of *Peperomia hispida*. (Amer. Journ. of Bot., 1, 323—339, 357—397, Taf. 36—38, 41—43).
- JOHNSON, T. (1888). *Arceuthobium Oxycedri*. (Ann. of Bot., 2, 137—160, Taf. 10).
- (1889). The nursing of the embryo and some other points in *Myzodendron punctulatum* BANKS et SOL. (Ann. of Bot., 3, 179—206, Taf. 13, 14).
- JOHOW, F. (1885). Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt. (Jb. wiss. Bot., 16, 415—449, Taf. 16—18).
- (1889). Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. (Jb. wiss. Bot., 20, 475—525, Taf. 19—22).
- JONES, D. F. (1918). Bearing of Heterosis upon double fertilization. (Bot. Gaz., 65, 324—333).
- JOST, L. (1888). Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. (Bot. Ztg., 46, 357—368, 373—387, Taf. 6).
- (1907). Über die Selbsterilität einiger Blüten. (Bot. Ztg., 65, 1. Abt., 77—116, Taf. 1).
- JUEL, H. O. (1887). Beiträge zur Anatomie der Marcgraviaceen. (Bih. t. k. Svenska Vet. Akad. Handl., 12, Afd. 3, Nr. 5).
- (1897). Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die dabei auftretenden Unregelmäßigkeiten. (Jb. wiss. Bot., 30, 205—226).

- JUEL, H. O. (1898). Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L.) R. BR. (Bot. Centralbl., 74, 369—372).
- (1900a). Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. (Jb. wiss. Bot., 35, 626 bis 659, Taf. 15, 16).
- (1900b). Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. (K. Svenska Vet.-Ak. Handl., 33).
- (1900c). Om apogamien hos *Balanophora jämförd med Antennaria alpina*. (Bot. Notiser 1900, 102—103).
- (1903a). Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen von *Casuarina*. (Flora, 92, 284—293, Taf. 8).
- (1903b). Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. (Beih. z. Bot. Centralbl., 13, 194—202).
- (1904). Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. (Arkiv för Bot. 2).
- (1906). Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorien. (K. Svenska Vet.-Ak. Handl., 39, Nr. 4, 3 Taf.).
- (1907). Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. (Nova acta Soc. Sci. Upsaliensis, (4), 1).
- (1910). *Cynomorium* und *Hippuris*. (Svensk bot. Tidsskr., 4, 151—159).
- (1911). Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. (Nova acta soc. sci. Upsaliensis, IV, 2, Nr. 11).
- (1915). Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. (Jb. wiss. Bot., 56, 337—364, Taf. 4, 5).
- (1918). Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen. (Kungl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., 56, Nr. 5).
- JURICA, H. ST. (1922). A morphological study of the Umbelliferae. (Bot. Gaz., 74, 292—307, Taf. 13, 14).
- KAINRADL, E. (1927). Beiträge zur Biologie von *Hydrolea spinosa* L. mit besonderer Berücksichtigung von Fruchtwand und Samenentwicklung. (Sitzb. Wiener Akad., math.-nat. Kl., Abt. I, 136, 167—194, 2 Taf.).
- KAMIENSKY, FR. (1877). Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. (Bot. Ztg., 35, 761—776, Taf. 14).
- KANDA, M. (1920). Field and Laboratory Studies of *Verbena*. (Bot. Gaz., 69, 54—71, Taf. 6—9).
- KARPETSCHENKO, G. D. (1924 a). Gattungsbastarde: ♀ *Raphanus sativus* L. × ♂ *Brassica oleracea* L. (Journ. f. landw. Wiss. Moskau, 1, 390—410: Russ.). (Ref. bot. Centralbl. N. F., 5, 1925).
- (1924b). Hybrids of ♀ *Raphanus sativus* L. × ♂ *Brassica oleracea*. (Journ. Genet., 14, 1924).
- KARSTEN, G. (1891). Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studie. (Bibl. bot., 22).
- (1902). Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. (Flora, 90, 316—333, Taf. 12).
- 1918). Zur Phylogenie der Angiospermen. (Ztschr. f. Bot., 10, 369—389).
- KATZ, E. (1926). Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens. (Flora, 120, 243—281).
- KAYSER, G. (1893). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. (Jb. wiss. Bot., 25, 79—148).
- KENNEY siehe MAC KENNEY.
- KERNER, A. (1876). Parthenogenesis einer angiospermen Pflanze. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, 74, Abt. 1).
- (1898). Das Pflanzenleben, 2. Bd., 2. Aufl. (Leipzig 1898).
- KERSHAW, E. M. (1909a). The Structure and Development of the Ovule of *Myrica Gale*. (Ann. of Bot., 23, 353—362).
- (1909b). Further Observations on the Structure of the Ovule of Myricaceae and allied groups. (Ann. of Bot., 23, 692).
- KIHARA, H. (1919). Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung I und II. (Bot. Mag. Tokyo, 33, 17—38, 94—97).
- (1921). Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung III. Bot. Mag. Tokyo, 35, 19—44).
- und ONO, T. (1923). Cytological Studies on *Rumex*. I. Chromosomes of *Rumex acetosa* L. [Japanisch]. (Bot. Mag. Tokyo, 37, Resumé, 35—36).

- KINDLER, TH. (1914). Gametophyt und Fruchtsatz bei *Ficaria ranunculoides*. (Öst. bot. Ztschr., 64, 73—85).
- KIRCHNER, O. (1904). Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. (B. d. b. G., 22, [83]—[97]).
- KIRKWOOD, J. E. (1905). The comparative Embryology of the Cucurbitaceae. (Bull. N. York, Bot. Gard, 3, 313—402, Taf. 58—69).
- (1907a). The pollen-tube in some of the Cucurbitaceae. (Bull. Torr. Bot. Club, 34, 327—342).
- (1907b). Some features of pollen formation in the Cucurbitaceae. (Bull. Torr. Bot. Club, 34, 221—242, Taf. 17—21).
- (1910). The life history of *Parthenium* (Guayule). (Amer. Rev. Trop. Agric, 1, 193—205, Taf. 1—3).
- KLEBELSBERG, R. v. (1910). Über die Samenanlage von *Quercus Robur* L. und intra-seminal Gefäße. (Öst. bot. Ztschr., 60, 329—335, 378—393).
- KLECKER, J. E. F. DE (1885). Sur l'anatomie et le développement de *Ceratophyllum*. (Bihang Svenska Vet.-Ak. Handlingar, 9, No. 10).
- KNY (1874). Wandtafeln f. d. naturw. Unterricht, 1, Taf. X, Seite 20—22 des Textes.
- KOBEL, F. (1926). Zytologische Abnormitäten bei Apfel- und Birnsorten und ihre Folgen. (Verh. Schweizer. naturf. Ges., 107. Jahresvers. Freiburg, II, 205—206).
- KOCH, L. (1877a). Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. (Verh. med.-naturw. Ver. Heidelberg N. F., 1, 199—203).
- (1877b). Zur Entwicklungsgeschichte der Cuscuten. (Verh. med.-naturw. Ver. Heidelberg, N. F., 1, 55—57).
- (1877c). Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceae. (Verh. med.-naturw. Ver. Heidelberg N. F., 1, 421—442).
- (1878). Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. (Jb. wiss. Bot., 11, 218—261, Taf. 8—10).
- (1879). Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen. (Heidelberg).
- (1880). Über die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys* L. (Verh. med. naturw. Ver. Heidelberg N. F., 2).
- (1882). Die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys*. (Jb. wiss. Bot., 13, 202—252, Taf. 9—11).
- (1887). Die Entwicklungsgeschichte des Samens der Orobanchen. (Heidelberg).
- KOERNICKE, M. (1896). Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*. (Verh. naturh. Ver. preussischen Rheinlande, 53, 149—185).
- (1901a). Über Ortveränderungen von Zellkernen. (Sitzb. Niederrheinischen Ges. f. Natur- u. Heilk., Bonn).
- (1901b). Studien an Embryosack-Mutterzellen. (Sitzb. Niederrheinischen Ges. f. Natur- u. Heilk., Bonn, 25—34).
- (1905). Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. (B. d. b. G., 23, 404—418).
- (1906). Zentrosomen bei Angiospermen? Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch. (Flora, 96, 501—522, Taf. 5).
- KOMURO, H. (1922). A polyembryonal plant of *Oryza sativa* [Japanisch]. (Bot. Mag. Tokyo, 36, 23—24).
- KOORDERS, S. H. (1896). Morphologische und physiologische Embryologie von *Tectona grandis* LINN. f. (Djati- oder Teak-Baum). (ENGLERS bot. Jb., 21, 458—498).
- KOSMATH, L. (1927). Studien über das Antherentapetum. (Österr. bot. Ztschr., 76, 235—241).
- KRATZER, J. (1918). Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. (Flora, 110, 275—343).
- KRONFELD, M. (1890). Neue Beiträge zur Biologie der Pflanzen. X. Fruchtbildung ohne Befruchtung. (Biol. Centralbl., 10, 65—66).
- KUBIN, E. (1878). Die Entwicklung von *Pistia Stratiotes*. (HANSTEINS bot. Abhandl., 3. Band).
- KULPER, J. (1914). Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei *Theobroma Cacao*. (Rev. trav. bot. Néerland, 11, 37—43, 1 Taf.).
- KUSANO, S. (1915). Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm. (Journ. Coll. Agric. Univ. Tokyo, 6).
- KUWADA, Y. (1910). A cytological study of *Oryza sativa* L. (Bot. Mag. Tokyo, 24, 268—280).
- (1911). Meiosis in the pollen mother cells of *Zea Mays* L. (Bot. Mag. Tokyo, 25, 163—181).

- KUWADA, Y. (1915). Über die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. (Bot. Mag. Tokyo, 29, 83—89).
- (1919). Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. (Journ. Coll. Science Imp. Univ. Tokyo, 39, Art. 10).
- LAGERBERG, T. (1906). Über die synaptische und praesynaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von *Adoxa Moschatellina*. (Botaniska Studier tillägnade F. R. KJELLMANN, Uppsala).
- (1909). Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa Moschatellina* L. (Kungl. Svenska Vetensk.-akad. Handlingar, 44).
- LAND, W. J. G. (1900). Double fertilization in Compositae. (Bot. Gaz., 30, 252—260, Taf. 15, 16).
- LANG, F. X. (1901). Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von *Polypompholyx* und *Byblis gigantea*. (Flora, 88, 149—206).
- LANGLET, O. F. (1925). On the embryology of *Adenostyles*. (Svensk bot. Tidskr., 19, 215—231).
- (1927). Über die Entwicklung des Eiapparates im Embryosack der Angiospermen. (Svensk bot. Tidskr., 21, 478—485).
- LANTIS, V. (1912). Development of the microsporangia and microspores of *Abutilon Theophrasti*. (Bot. Gaz., 54, 330—335).
- LARY DE LATOUR, E. DE (1908). Sur les particularités cytologiques du développement des cellules-mères du pollen de *l'Agave attenuata*. (C. R. Ac. Paris, 146, 833—836).
- LATTER, J. (1925). A preliminary note on the pollen development of *Lathyrus odoratus*. (Brit. Journ. Exper. Biol., 2, 199—209). (Ref. Bot. Centralbl. N. F., 5, [= 147] 1925).
- (1926). The pollen development of *Lathyrus odoratus*. (Ann. of Bot., 40, 277—313, Taf. 10—12).
- LAURENT, M. (1903a). Sur la formation de l'oeuf et la multiplication d'une antipode chez les Joncées. (C. R. Ac. Paris, 137, 499—500).
- (1903b). Sur le développement de l'embryon des Joncées. (C. R. Acad. Paris, 137, 552—553).
- (1904). Recherches sur le développement des Joncées. (Ann. scienc. nat. Bot., sér. 8, 19, 96—194).
- LAURENT, V. (1923). Zur Entwicklungsgeschichte von *Corytholoma cyclophyllum* Dus. n. sp. ined. (Svensk bot. Tidskr., 17, 164—174).
- LAVIALLE, P. (1912). Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. (Ann. scienc. nat. Bot., 9. sér., 15, 89—141).
- (1914). La parthénogenèse chez les végétaux. (Thèse Ec. pharm. Paris. Nancy).
- (1921). Contribution à l'étude de l'ovaire chez les Composées. (Bull. Soc. bot. France, 68, 414—417).
- (1922). Sur le rôle digestif de l'épiderme interne du tégument ovulaire des Composées. (Bull. Soc. bot. France, 69, 75—79).
- (1925a). Sur le sac embryonnaire des Dipsacées. (C. R. Acad. Paris, 180, 1127—1129).
- (1925b). Sur les antipodes et la région chalazienne de l'ovule des Dipsacées. (C. R. Acad. Paris, 180, 1606—1608).
- (1925c). Sur la nutrition du sac embryonnaire chez *Knautia arvensis* COULT. (C. R. Acad. Paris, 180, 2055—2056).
- (1926). Le développement de l'anthère et du pollen chez *Knautia arvensis* COULT. (C. R. Acad. Paris, 182, 77—79).
- LAWSON, A. A. (1898). Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the pollen mother cells of *Cobaea scandens* CAV. (Proc. Californ. Ac. sci., 3. Ser., Bot. 1, 169—188).
- (1911a). The phase of the nucleus known as Synapsis. (Transact. R. Soc. Edinburgh, 47, p. 3, No. 2).
- (1911b). Nuclear osmosis as a factor in mitosis. (Transact. R. Soc. Edinburgh, 48, p. 1, No. 7).
- (1913). A study in Chromosome reduction. (Transact. R. Soc. Edinburgh, 48, 601—627, 3 Taf.).
- LEAVITT, R. G. (1900). Polyembryony in *Spiranthes cernua*. (Rhodora, 2, 227—228).
- (1901). Notes on the embryology of some New England Orchids. (Rhodora, 3, 61—63, 202—205, Taf. 33).
- and SPALDING, L. J. (1905). Parthenogenesis in *Antennaria*. (Rhodora, 7, 105).

- LECHMERE, A. E. (1910). Two embryosac mother cells in the ovule of *Fritillaria*. (New Phytologist, 9, 257—259).
- LECLERC DU SABLON, M. (1908). Structure et développement de l'albumen du Caprifiguiier. (Rév. gén. bot. 20, 14—24, Taf. 6).
- (1910). Sur une case de parthénogénèse du Figuier de Smyrne. (Rev. gén. bot., 22, 65—69).
- LECOMTE, H. (1896). Sur la formation du pollen chez les Anonacées. (Bull. Mus. d'hist. nat., 2, 152—153).
- LEEMANN, L. (1927). Contribution à l'étude de *Asarum europaeum* L. avec une étude particulière sur le développement des cellules sécrétices. (Bull. soc. bot. Genève, 2. Ser., 19, 92—173).
- LEHMANN, E. (1924a). Über Sterilitätserscheinungen bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-bastarden. (Biol. Zentralbl., 44, 243—254).
- (1924b). Die Gattung *Epilobium*. (Bibliographia genetica, 1, 363—416).
- LEIDICKE, J. W. (1903). Beiträge zur Embryologie von *Tropaeolum maius*. (Diss. Breslau).
- LEITMEIER-BENNESCH (1923). Beiträge zur Anatomie des Griffels. (Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., 131, I, 339—356, 1 Taf.).
- LE MONNIER, G. (1872). Recherches sur la nervation de la graine. (Ann. sci. nat. Bot., sér. 5, 16, 233—205, Taf. 9—12).
- (1887). Sur la valeur morphologique de l'albumen chez les Angiospermes. (Journ. de Bot., 1, 140—142).
- LERNER und HOLZNER (1888). Beiträge zur Kenntnis der Gerste. (München). [Nicht gesehen].
- LEVINE, M. (1916). Somatic and reduction divisions in certain species of *Drosera*. (Mem. N. York bot. Garden, 6, 125—147, Taf. 16—19).
- LEWIS, C. E. (1904). Studies on some anomalous dicotyledonous plants. (Bot. Gaz., 37, 127—138).
- LEWIS, J. F. (1905). Notes on the development of *Phytolacca decandra*. (John Hopkins Univ. Circ., 178, 34—42).
- LIDFORSS, B. (1897). Zur Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. (Acta Reg. Soc. physiogr. Lund, 8).
- (1909). Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. I. Chemotropismus. (Ztschr. f. Bot., 1, 443—496, Taf. 3).
- LIEHR, E. (1927). Entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Untersuchungen über den rudimentären Fruchtknoten einiger Umbelliferen. (Mitt. Inst. f. allg. Bot. Hamburg, 6, 361—418).
- LINDAU, J. (1891). Zur Entwicklungsgeschichte einiger Samen. (B. d. b. G., 9, 274—279).
- LJUNGBAHL, H. (1922). Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. (Svensk bot. Tidskr., 16, 103—114).
- (1924). Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. (Svensk bot. Tidskr., 18, 279—291).
- LLOYD, F. E. (1902). The comparative embryology of the Rubiaceae. (Mem. Torrey Bot. Club, 8, 1—112, Taf. 1—15).
- (1904). The pollentube in the Cucurbitaceae and Rubiaceae. (Torreya, 4, 86—91).
- (1905). The course of the pollen-tube in *Houstonia*: a preliminary note. (Torreya, 5, 83—85).
- (1910). Development and nutrition of the embryo, seed and carpel in the date, *Phoenix dactylifera*. (Missouri bot. Garden ann. Report, 21, 103—164, Taf. 15 bis 18).
- (1916). The embryosac and pollen grain as colloidal systems. (Mem. N. Y. bot. Garden, 6, 561—563).
- (1918). The effects of acids and alkalis on the growth of the protoplasm in pollen tube. (Mem. Torr. Bot. Club, 17, 84—89).
- LÖTSCHER, K. (1905). Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. (Flora, 94, 213—262, Taf. 1—2).
- LONAY, H. (1922a). Contribution à l'étude des relations entre la structure des différents parties de l'ovule et la nutrition générale de celui-ci avant et après la fécondation. (Bull. classe sc. Acad. roy. Belgique, 5. s., 8, 24—45).
- (1922b). Genèse et anatomie des péricarpes et des spermodermes chez les Polygonacées. A. *Polygonum aviculare*. (Mem. soc. roy. sci. Liège, 3. sér., 12).
- (1923). L'ovule du *Polygonum aviculare*. (Bull. soc. roy. bot. Belgique 55, 2. sér., 5, 175—177).

- LONGLEY, A. E. (1924a). Cytological studies in the genus *Rubus*. (Amer. Journ. of Bot., 11, 249—282, 5 Taf.).
- (1924b). Cytological studies in the genus *Crataegus*. (Amer. Journ. of Bot., 11, 295—317, Taf. 16—18).
- (1926a). Chromosomes and their significance in Strawberry classification. (Journ. Agric. Research, Washington, 32, 559—568).
- (1926b). Triploid *Citrus*. (Journal Wash. Acad. Sci., 16, 543—544).
- LONGO, B. (1898). Un nuovo carattere di affinità tra le Calycanthaceae e le Rosaceae desunto dall'embriologia. (Rendic. R. Acc. Lincei, 7, Fasc. II, 51—52).
- (1900). Osservazione sulle Calycanthaceae. (Annuario R. Ist. Bot. Roma, 9, 1—16, Taf. 1—2).
- (1901a). La mesogamia nella comune Zucca (*Cucurbita pepo* L.). Rendic. R. Acc. Lincei, 5. Ser., 10, 168—172).
- (1901b). Sul significato del percorso endotropico del tubetto pollinico. (Rendic. R. Acc. Lincei, 5. Ser., 10, 50—53).
- (1903a). Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. (Atti dei Lincei. Mem. cl. sc. fis., mat. e nat., ser. 5, 4).
- (1903b). La nutrizione dell'embrione della *Cucurbita* mezzo del tubetto pollinico. (Rendic. Acc. Lincei, ser. 5, 12).
- (1904). La nutrizione dell'embrione delle *Cucurbita* operata per mezzo del tubetto pollinico. (Ann. di Bot., 1, 71—74).
- (1905a). Osservazione e ricerche sulla nutrizione dell'embrione vegetale. (Ann. di bot., 2, 373—396, Taf. 14—18).
- (1905b). Acrogamia aporogamia del *Ficus domestica* (*Ficus carica* L.). Ann. di bot., 3, 14—17).
- (1907a). Sul *Sechium edule* Sw. (Rendic. Acc. Lincei, ser. 5, 16, 470—472).
- (1907b). Nuove ricerche sulla nutrizione dell'embrione vegetale. (Rendic. Acc. Lincei, Ser. 5, 16).
- (1908). La poliembrionia nello *Xanthoxylum Bungei* PLANCH. senza fecondazione. (Bull. soc. bot. Ital., 1908, 113—115).
- (1909). La partenocarpia nel *Diospyros virginiana* L. (Rendic. Acc. Lincei, Ser. 5, 18, 632—635).
- (1910a). Ricerche su le *Impatiens*. (Ann. di Bot., 8, 65—77, Taf. 8—10).
- (1910b). La partenocarpia nello *Schinus molle* L. (Rendic. Acc. Lincei, Ser. 5, 19, 612—615).
- (1911a). Su la pretesa esistenza del micropilo nel *Ficus Carica* L. (Ann. di Bot., 9, 197—198, Taf. 6).
- (1911b). Sul *Ficus Carica*. (Ann. di Bot., 9, 414—432).
- (1914). Ricerche sopra una varietà di *Crataegus Azarolus* L. Ad ovuli in gran parte sterili. (Nuovo giorn. bot. Ital., 21, 5—14, Taf. 1).
- LOSCHNIGG, F. (1926). Bausteine zu einer Monographie von *Ficaria*. 4. Über die Ursachen der häufigen Sterilität. (COHNS Beitr. Biol. Pf., 14, 347—358, Taf. 7).
- LOTSY, P. (1899a). *Balanophora globosa* JUNGH. Eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. (Ann. Jard. Buitenzorg, 16, 174—186, Taf. 26—29).
- (1899b). Contributions to the life-history of the genus *Gnetum*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 2. Ser., 1, 46—114, Taf. 2—11).
- (1901). *Rhopalocnemis phalloides* JUNGH. A morphological-systematical study. (Ann. Jard. Buitenzorg, 2. sér., 2, 73—101, T. 3—14).
- (1911). Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III. Band, 1. Teil (Jena).
- (1926). Has WINGE proved, that *Erophila* is not apogamous? (Genetica, 8, 335—344).
- LUBIMENKO, W. et MAIGE, A. (1907). Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphaeacées. (Rev. gén. bot., 19, 401—425, 433—458, 474—505, Taf. 1—5).
- LUBLINER(OWNA), K. (1925a). Über die Plastiden in der Eizelle von *Podophyllum peltatum*. (Acta Soc. Bot. Poloniae, 2, 225—227).
- (1925b). Recherches sur le développement de l'ovule et de la graine dans le genre *Podophyllum*. (Bull. intern. Acad. Polonaise, Cracovie, 379—402, Taf. 17—19).
- LUERSEN, CHR. (1832). Handbuch der systematischen Botanik. II. Phanerogamen. (Leipzig).
- LUNDEGÅRDH, H. (1909). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotyler Pflanzen. (Svensk bot. Tidskr., 3, 78—124).

- LUNDQUIST, G. (1915). Die Embryosackentwicklung von *Pedicularis sceptrum Carolinum*. (Ztschr. f. Bot., 7, 545—559).
- LUNDSTRÖM, E. (1909). Kastreringsförsök med Rosa-former. (Svensk bot. Tidskr., 3, [15]—[16].)
- LYON, F. M. (1898). A contribution to the life history of *Euphorbia corollata*. (Bot. Gaz., 25, 418—426).
- LYON, H. L. (1901a). Preliminary note on the embryogeny of *Nelumbo*. (Science N. S., 13, 470).
- (1901b). Observations on the embryogeny of *Nelumbo*. (Minnesota Bot. Stud., 2, 643—655).
- (1905). The embryo of the Angiosperms. (Americ. Nat., 39, 13—34).
- MAC ALLISTER, F. (1909). The development of the embryo sac of *Smilacina stellata*. (Bot. Gaz., 48, 200—215, Taf. 15).
- (1913). On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. (Transact. Wisconsin Ac. Sci., Arts a. Letters, 17, Part. 1, 599—660, Taf. 16—18).
- (1914). The development of the embryo sac in the Convallariaceae. (Bot. Gaz., 58, 136—153, Taf. 6, 7).
- MAC AVOY, B. (1912). Reduction division in *Fuchsia*. (Ohio Nat., 13, 1—18).
- (1913). Reduction division in microsporocytes of *Oenothera biennis*. (Ohio Nat., 14, 189—198).
- MCDONALD, CL. C. (1927). A study of seed development in three species of *Erigeron* with special reference to apogamy. (Bull. Torr. Bot. Club, 54, 479—497, Taf. 32, 33).
- MAC KENNEY (1904). Observations on the development of some embryosacs. (Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania, 2, 80—86, Taf. 11).
- MAC MILLAN, C. (1892). The embryosac of the Metaspermae. (Bot. Gaz., 17, 161—162).
- MAC PHEE, H. C. (1924). Meiotic cytokinesis of *Cannabis*. (Bot. Gaz., 78, 335—341, Taf. 7).
- MACPHERSON, G. E. (1921). Comparison of development in Dodder and Morning Glory. (Bot. Gaz., 71, 392—398, Taf. 25—27).
- MAGNUS, W. (1913). Die atypische Embryosackentwicklung der Podostemaceen. (Flora, 105, 275—336, Taf. 11—14).
- MALTE, M. O. (1910). Embryologiska och cytologiska undersökningar öfver *Mercurialis annua* L. (Diss. Lund). (Ref. Bot. Centr., 116, 1911, S. 193).
- MANEVAL, W. E. (1914). The development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a discussion of the primitiveness of the Magnoliaceae. (Bot. Gaz., 57, 1—31, Taf. 1—3).
- MANGIN, L. (1886). Recherches sur le pollen. (Bull. soc. bot. France, 33, 337—348, 512—517).
- (1889a). Observations sur la membrane du grain de pollen mur. (Bull. soc. bot. France, 36, 274—283).
- (1889b). Observations sur le développement du pollen. (Bull. soc. bot. France, 36, 386—393).
- MANN, G. (1891). Criticism of the views with regard to the embryo-sac of Angiosperms. (Transact. a. Proc. Bot. Soc. Edinburgh., 19, 136—148).
- (1893). The embryosac of *Myosurus minimus* L. (Transact. a. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 19, 351—428, Taf. 3a—4).
- MARKOWSKI, A. (1912). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Pedilanthus*. (Diss. Halle).
- MARTIN, G. W. (1892). Development of the flower and embryo-sac in *Aster* and *Solidago*. (Bot. Gaz., 17, 353—357, 406—411, Taf. 19, 20).
- MARTIN, J. N. (1914). Comparative morphology of some Leguminosae. (Bot. Gaz., 58, 154—167, Taf. 8—11).
- MARTINS, Th. (1909). La macrosporogénèse dans le *Funkia ovata*. (Broteria, 8, 66—75, 1 Taf.).
- MASCRÉ, M. (1919a). Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. (C. R. Acad. Paris, 168, 1120—1122).
- (1919b). Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. (C. R. Acad. Paris, 168, 1214—1216).
- (1922). L'étamine des Boraginacées. (C. R. Ac. Paris, 175, 987—989).
- (1925a). Sur le périplasmodium staminal des Commelinacées. (C. R. Acad. Paris, 181, 1165—1166).
- (1925b). Sur l'évolution de l'étamine des Commelinacées. (Bull. soc. bot. France, 72, 1060—1066, Taf. 45).

- MATHEWSON, C. A. (1906). The behavior of the pollen tube in *Houstonia coerulea*. (Bull. Torrey bot. Club, 33, 487—493).
- MATSSON, L. P. R. (1912). Till frågan om Rosornas befruktning. (Svensk bot. Tidskr., 6, 589—607).
- MATTHYSEN, J. D. (1912). Cytologische und anatomische Untersuchungen an *Beta vulgaris*. (Ztschr. Ver. deutscher Zuckerindustrie N. F., 49 (= 62) 137—151). [Nicht gesehen].
- MELLINK, J. F. A. (1880). Over de ontwikkeling van den kiemzak bij Angiospermen. (Acad. Proefschr. Leiden).
- (1881). Over endosperm-vorming bij *Adonis aestivalis* L. (Nederlandsch Kruidkundig Archief, 2 ser., 3, 273—276).
- MERL, E. M. (1915). Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen. (Flora, 108, 127—200).
- MERRELL, W. D. (1900). A contribution to the life history of *Silphium*. (Bot. Gaz., 29, 99—133, Taf. 3—10).
- MERZ, M. (1897). Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularien. (Flora, 84, 69—87).
- MEUNIER, A. (1897). Le développement séminal dans le genre *Veronica*. (Cellule, 12, 297—333, 2 Taf.).
- MEURMANN, O. (1925). The chromosomes behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. (Soc. sci. Fennica, Tab. biol. 2, No. 3).
- MEYER, A. (1917). Die biologische Bedeutung der Nucleolen. (B. d. b. G., 35, 333—338).
- MEYER, K. (1909). Untersuchungen über *Thismia clandestina*. (Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. N. S., 23, 1—18, 2 Taf.).
- (1925a). Über die Entwicklung des Pollens bei *Leontodon autumnalis* L. (B. d. b. G., 43, 108—114, Taf. 5).
- (1925b). Parthenogenesis bei *Thismia javanica* im Lichte der HABERLANDT'schen Anschauung. (B. d. b. G., 43, 193—197).
- MICHAELIS, P. (1925). Zur Cytologie und Embryoentwicklung von *Epilobium*. (B. d. b. G., 43, 61—67, Taf. 3).
- (1926). Über den Einfluß der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. (Planta, 1, 568—582).
- MICHELL, R. M. (1915). The embryo sac and embryo of *Striga lutea*. (Bot. Gaz., 59, 124—135, Taf. 8, 9).
- (1916). The embryo sac of *Richardia africana*. Bot. Gaz., 61, 325—336, Taf. 21—23).
- MILLER, E. C. (1920). Development of the pistillate flower and fertilization of *Zea Mays* L. (Journ. Agr. Res., 18, 255—267, 15 Taf.). (Zitiert nach JUST bot. Jb., 48, 1).
- MIRANDE, M. (1905). Recherches sur le développement des Cassythacées. (Ann. sci. nat. Bot., 9 ser., 2, 181—287).
- MITSCHKA, E. (1898). Über die Plasmaansammlung an der konkaven Seite gekrümmter Pollenschläuche. (B. d. b. G., 16, 164—169, Taf. 10).
- MIYAJI, Y. (1913). Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten. [Japanisch]. (Bot. Mag. Tokyo, 27, 443).
- MIYAKE, K. (1906). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. (Jb. wiss. Bot., 42, 83—120, Taf. 3—5).
- MIYOSHI, (1894). Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. (Flora, 78, 76—93).
- MODILEWSKI, J. (1908a). Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora, 98, 423—470).
- (1908b). Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis*. (B. d. b. G., 26a, 550—556, Taf. 11).
- (1909a). Zur Embryobildung einiger Onagraceen. (B. d. b. G., 27, 267—292, Taf. 13).
- (1909b). Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. (B. d. b. G., 27, 21—26, Taf. 1).
- (1910). Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. (B. d. b. G., 28, 413—418, Taf. 12).
- (1911). Über die anormale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen. (B. d. b. G., 29, 430—436).
- (1918). Cytological and embryological studies on *Neottia Nidus avis* (L.) RICH. [Russisch]. (Verh. Kiewer Ges. d. Naturf., 26, 1—55, Taf. 1, 2).
- (1925). Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. (Bull. Jard. Bot. Kieff., 2, 9—19, 1 Taf.).

- MÖBIUS, M. (1900). Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche. (Biol. Centralbl., 20, 561—571).
- MOLISCH, H. (1893). Zur Physiologie des Pollens, mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. (Sitzb. Ak. Wien, math.-nat. Kl., 102, I, 423—448, 1 Taf.).
- MOLLIARD, M. (1895). Sur le sort des cellules antipodes chez le *Knautia arvensis* COULT. (Bull. Soc. bot. France, 42, 9—10).
- MONTANELLI, R. (1907). Sulla divisione delle cellule madri del polline nelle Cucurbitaceae. N. P. (Bull. Soc. bot. Ital., 116—119).
- MONTEMARTINI, L. (1899). Contributo allo studio dell'anatomia del frutto e del seme delle Opunzie. (Atti Istit. Bot. Univ. Pavia, 2. Ser., 5, 59—68, Taf. 5).
- MOORE, W. and BEHNEY, M. E. (1908). The condition of certain winter buds. (Bot. Gaz. 45, 54).
- MORSE, W. C. (1907). Contribution to the life history of *Cornus florida*. (Ohio Natur. 8, 197—204).
- MOTTIER, D. M. (1892). On the development of the Embryosac of *Arisaema triphyllum*. (Bot. Gaz., 17, 258—260, Taf. 18).
- (1893a). On the embryosac and embryo of *Senecio aureus* L. (Bot. Gaz., 18, 245—253, Taf. 27—29).
- (1893b). Development of the embryo sac in *Acer rubrum*. (Bot. Gaz., 18, 375—377).
- (1895). Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. (Bot. Gaz., 20, 241—248, 296—304, Taf. 17—20).
- (1897a). Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. (Jb. wiss. Bot., 30, 169—204, Taf. 3—5).
- (1897b). Über die Chromosomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von *Allium*. (B. d. b. G., 15, 474—475).
- (1898a). Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. (Jb. wiss. Bot., 31, 125—158, Taf. 2, 3).
- (1898b). Endosperm haustoria in *Lilium candidum*. (Proc. Indiana Acad. Sci., 168—169).
- (1903). The behavior of the chromosomes in the spore-mother cells of higher plants and the homology of the pollen and embryosac-mother cells. (Bot. Gaz., 35, 250—282, Taf. 11—14).
- (1904). Fecundation in plants. (Carnegie Inst. Washington). [Nicht gesehen].
- (1905). The embryology of some anomalous dicotyledons. (Ann. of Bot., 19, 447—463, Taf. 26, 27).
- (1907). The development of the heterotypic chromosomes in pollen-mother cells. (Ann. of Bot., 21, 309—349).
- (1914). Mitosis in the pollen mother-cells of *Acer negundo* L. and *Staphylea trifolia* L. (Ann. of Bot., 28, 115—133, Taf. 9, 10).
- MÜCKE, M. (1908). Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus calamus*. (Bot. Ztg., 66, 1—23, Taf. 1).
- MÜLLER, K. (1847). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryo. (Bot. Ztg., 5, 737—742, 753—761, 769—778, Taf. 7).
- MURBECK, Sv. (1897). Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillor och den förklaring över formbeständigheten inom släktet, som densamma innebär. (Bot. Not., 273—277).
- (1901a). Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. (Lunds Univ. Årsskrift, 36, Afd. 2, No. 7).
- (1901b). Über das Verhalten des Pollenschlauches, bei *Alchemilla arvensis* und das Wesen der Chalazogamie. (Lunds Univ. Årsskrift, 36, Afd. 2, Nr. 9).
- (1902a). Über Anomalien des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. (Lunds Univ. Årsskrift, 38, Afd. 2, No. 2).
- (1902b). Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* KOCH. (Kgl. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar, 36, Nr. 5).
- (1904). Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. (Bot. Not., 285—296).
- (1916). Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftliche Beziehungen der Neuradoiden. (Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd., 2, 12, Nr. 6).
- NANETTI, A. (1912). Sulle probabili cause della partenocarpia del *Solanum muricatum* Ait. (Nuov. Giorn. bot. Ital. N. S., 19, 91—111, Taf. 7).
- NAWASCHIN, M. (1915). Haploide, diploide und triploide Kerne von *Orepis virens*. (Mem. soc. nat. Kiev, 25).

- NAWASCHIN, M. (1927). Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Compositen. (B. d. b. G., 45, 115—126, Taf. 1).
- NAWASCHIN, S. (1894a). Über die gemeine Birke (*Betula alba*) und die morphologische Deutung der Chalazogamie. (Mem. acad. imp. sci. St. Petersburg, 7. Ser., 52, No. 12).
- (1894b). Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulinen. (B. d. b. G., 12, 163—169).
- (1895a). Ein neues Beispiel der Chalazogamie. (Bot. Centralbl., 63, 353—357).
- (1895b). Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel (*Corylus Avellana*). (Bot. Centralbl., 63, 104—106).
- (1897). Über die Befruchtung bei *Juglans regia* und *J. nigra*. (Trav. soc. Imp. nat. St. Petersburg, 28).
- (1898a). Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. (Bull. Acad. Imp. St. Petersburg, 9, No. 4, 377—382).
- (1898b). Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. (Bull. Acad. Imp. St. Petersburg, 8, 345—357, 1 Taf.).
- (1899a). Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und *Lilium Martagon*. (Bot. Centralbl., 77, 62).
- (1899b). Die Entwicklung der Samenknope und über den Weg des Pollenschlauches bei *Alnus viridis*. (Bot. Centralbl., 77).
- (1899c). Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen: *Corylus Avellana*. (Bull. Acad. Imp. sci. St. Petersburg, 5. Ser., 10, 375—391, 2 Taf.).
- (1900a). Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. (B. d. b. G., 18, 224—230, Taf. 9).
- (1900b). Sur la fécondation chez les Composées et les Orchidées. (Bull. Acad. Imp. sci. St. Petersburg, 5. Ser., 13).
- (1909). Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. (Öst. bot. Ztschr., 59, 457—467, Taf. 8).
- (1910). Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium Martagon*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 3, Suppl. 2, 871—904, Taf. 33—34).
- und FINN, V. (1913). Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. *Juglans regia* und *Juglans nigra*. (Mem. Acad. Imp. sci. St. Petersburg, (8), 31, Nr. 9).
- NÉMEC, B. (1898). O Pylu petaloidních tyčinek hyacintu (*Hyacinthus orientalis* L.). Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. (Rozpravy Česke Akademie Prag, II, 7, No. 17, Taf. 1, 2).
- (1910). Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. (Berlin).
- (1912). Über die Befruchtung bei *Gagea*. (Bull. internat. Acad. sci. de Bohême 17).
- (1923). Zúrodnění u *Gagea bohemica*. (Věstník královské české společnosti nauk; matematicko-přírodovědecká, 1923, Nr. 14).
- NETOLITZKY, F. (1923). Über das Ovulum der Pflanzen. (Publicatiunile Societatii Naturalistilor România, No. 6, Bukarest).
- (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. (Berlin).
- NEUMAYER, H. (1924). Die Geschichte der Blüte. (Abhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 14, Heft 1).
- NEVINS, B. J. (1927). The development of the macrogametophyte of *Furcraea Andina*. (Am. Journ. of Bot., 14, 370—378).
- NEWTON, W. C. F. (1926). Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. (Journ. Linn. Soc. London, 47, 339—354, Taf. 7—10).
- NICHOLS, M. L. (1908). The development of the pollen of *Sarracenia*. (Bot. Gaz., 45, 31—37).
- NICOLAS, G. (1915). *L'Urtica pilulifera* L. n'est pas une espèce parthénogénétique. (Bull. Soc. hist. nat. Afrique Nord., 7, 78—79).
- NICLOFF, Th. (1904/5). Sur le type floral et le développement du fruit des Juglandacées. (Journ. bot. France, 18, 134—152, 380—385; 19, [63]—[84], 2 Taf.).
- (1911). L'ovule et le sac embryonnaire des Platanacées. (C. R. Acad. Paris, 153, 287—290).
- NICOLOSI-RONCATI, F. (1903). La formazione dell'endosperma nell' *Anona Cherimolia*. Nota preventiva. (Bull. soc. bot. Ital., 115—117).
- (1905). Sviluppo dell'ovule e del seme nella *Anona Cherimolia* MILL. (Atti accad. Gioenia sci. nat. Catania, (4), 18, Mem. 2, 1 Taf.).
- NISHIMURA, M. (1922a). Comparative morphology and development of *Poa pratensis*, *Phleum pratense* and *Setaria italica*. (Jap. Journ. of Bot., 1, 55—85).
- (1922b). On the germination and polyembryony of *Poa pratensis*. (Bot. Mag. Tokyo, 36, 47—54).

- NITZSCHKE, J. (1914). Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. (Beitr. z. Biol. Pfl., begr. v. F. COHN, 12, 223—267).
- NÖRNER, C. (1881). Beiträge zur Embryoentwicklung der Gramineen. (Flora, 16, 241—251, 257—266, 273—284, Taf. 2—5).
- NOLL, F. (1883). Entwicklungsgeschichte der *Veronica*-Blüte. (Diss. Marburg).
- NORRIS, H. W. (1892). Development of the ovula in *Grindelia squarrosa*. (Amer. Naturalist, 26, 703—704).
- NOTHNAGEL, M. (1916). Reduction divisions in the pollen mother cells of *Allium tricoccum*. (Bot. Gaz., 61, 454—476, Taf. 28—30).
- (1918). Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain Liliaceae. (Bot. Gaz., 66, 142—161, Taf. 3—5).
- OBERREUTER, M. (1925). Untersuchungen der Pollensterilität bei reziprok verschiedenen Epilobiumbastarden. (B. d. b. G., 43, 47—51).
- OEHLER, E. (1927). Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. (Planta, 3, 641—733, Taf. 1—5).
- OEHLKERS, F. (1923). Entwicklungsgeschichte von *Monophyllaea Horsfieldii*. (Beih. bot. Centralbl., 39, I. Abt., 128—151, Taf. 16).
- (1927). Entwicklungsgeschichte der Pollensterilität einiger Oenotheren. (Ztschr. ind. Abst.- u. Vererbungsl., 43, 265—284).
- OES, A. (1914). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen. (Verh. naturf. Ges. Basel, 25, 168—178).
- OHGA, J. and SINOTO, Y. (1924). Cytological studies on *Sciaphila japonica* MACK. (Bot. Mag. Tokyo, 38, 202—207).
- OKSIJUK, P. (1927). Entwicklungsgeschichte der Zuckerrübe (*Beta vulgaris*). (Bull. jardin bot. Kieff, Livr. V—VI).
- OLIVER, F. W. (1888). On the structure, development, and affinities of *Trapella* OLIV., a new genus of Pedalinae. (Ann. of Bot., 2, 75—115, Taf. 5—9).
- (1891). On *Sarcodes sanguinea*. (Ann. of Bot., 4, 303—326, Taf. 17—21).
- O'NEAL, CL. E. (1920). Microsporogenesis in *Datura Stramonium*. (Bull. Torr. bot. Club., 47, 231—241, Taf. 8—9).
- (1923). A study of the embryosac development and accompanying phenomena in *Oenothera rubrinervis*. (Bull. Torr. bot. Club., 50, 133—146, Taf. 5).
- ONO, T. (1926). Embryologische Studien an *Helionopsis breviscapa*. (Science Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai, 4. Ser., 2, 93—104).
- OPPERMANN, M. (1904). A contribution to the life-history of *Aster*. (Bot. Gaz., 37, 353—362, Taf. 14, 15).
- ORR, M. Y. (1923). Polyembryony in *Sarcococca ruscifolia* STAFF. (Notes R. Bot. Garden Edinburgh, 14, 21—23).
- OSAWA, J. (1912). Cytological and experimental studies on *Citrus*. (Journ. Coll. Agr. Tokyo, 4. No. 2).
- (1913a). On the development of the pollengrain and embryo sac of *Daphne* with special reference to the sterility of *Daphne odora*. (Journ. Coll. Agric. Tokyo, 4, No. 5, 237—264, Taf. 25—27).
- (1913b). Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. (Arch. f. Zellforsch., 10, 450—469, Taf. 37, 38).
- (1920). Cytological and experimental studies in *Morus*, with special reference to triploid mutants. (Bull. Imp. Sericulture Exp. Sta. Japan, 1). [Nicht gesehen].
- ÖSENBRÜG, TH. (1894). Über die Entwicklung des Samens von *Areca Catechu* und die Bedeutung der Ruminationen. (Diss. Marburg).
- OSTENFELD, C. H. (1904a). Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. (B. d. b. G., 22, 376—381).
- (1904b). Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium*. (B. d. b. G., 22, 537—541).
- (1906). Castration and hybridisation experiments with some species of *Hieracia*. (OSTENFELD a. ROSENBERG, Experimental and cytological studies in the *Hieracia* I.). (Botan. Tidskr., 27, 225—248, 1 Taf.).
- (1910). Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. (Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, 3, 241—245).
- (1921). Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* sub-genus *Archhieracium*. (Journ. Genetics, 11, 117—122, Ref. Bot. Centralbl. N. F. 1, 1922 und TACKHOLM, 1923, S. 262).

- OSTENFELD, C. H. und RAUNKIAER, C. (1903). Kastreringsforsorg med *Hieracium* og andere Cichorieae. (Bot. Tidskr., 25, 409—413).
- und ROSENBERG, (1906, 1908) siehe unter OSTENFELD (1906) und ROSENBERG (1908).
- OSTERHOUDT, W. J. V. (1902). Cell studies I. Spindle formation in *Agave*. (Proc. Calif. Acad. Sci., 3. Ser., Bot. 2, No. 8).
- OSTERWALDER, A. (1898a). Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. (Flora, 85, 254—292, Taf. 11—15).
- (1898b). Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipoden-Zellen. (B. d. b. G., 16, 214—216).
- (1910). Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. (Landwirtschaftl. Jahrb., 39, 917—998, Taf. 25—29).
- OTTLEY, A. M. (1918). A contribution to the life history of *Impatiens Sultani*. (Bot. Gaz., 66, 289—317, Taf. 14, 15).
- OVEREEM, C. VAN (1920). Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl. (Beih. bot. Centralbl., 38, I, 73—113).
- OVERTON, E. (1891). Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. (Festschrift für NAEGELI und KÖLLIKER. Zürich. Ref. Bot. Centralbl., 50, 1892, S. 336).
- (1893a). Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. (Vierteljahrschr. nat. Ges. Zürich, 38, 169—186).
- (1893b). On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants. (Ann. of Bot., 7, 139—143).
- OVERTON, J. B. (1902). Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. (Bot. Gaz., 33, 363—365, Taf. 12—13).
- (1904). Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. (B. d. b. G., 22, 274—283, Taf. 15).
- (1905). Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen. (Jb. wiss. Bot., 42, 121—153, Taf. 6, 7).
- (1909). On the organisation of the nuclei in the pollen-mother-cells of certain plants, with especial reference to the permanence of the chromosomes. (Ann. of Bot., 23, 19—61, Taf. 1—3).
- PAGE, L. (1907). Fertilization in *Cypripedium*. (Bot. Gaz., 44, 353—374, Taf. 24—27).
- (1909). The gametophytes of *Calopogon*. (Bot. Gaz., 48, 126—137, Taf. 7—9).
- (1912). *Parnassia* and some allied genera. (Bot. Gaz., 54, 306—329, Taf. 14—17).
- (1913). Apogamy in *Atamosco*. (Bot. Gaz., 56, 376—394, Taf. 13, 14).
- (1914). Two species of *Gyrostachys*. (Baylor Univ. Bull., 17, No. 1).
- PALLA, E. (1890). Beobachtungen über Zellhaubitbildungen an des Zellkerns beraubten Protoplasten. (Flora, 73, 314—331, Taf. 13).
- PALM, B. (1914a). Über die Embryosackentwicklung einiger Compositen. (Svensk bot. Tidskr., 8, 447—453).
- (1914b). De Embryologia generum Asteris et Solidaginis. Zur Embryologie der Gattungen *Aster* und *Solidago*. (Acta horti Bergiani, 5, No. 4).
- (1915). Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. (Diss. Stockholm).
- (1920). Preliminary notes on pollen development in tropical Monocotyledons. (Svensk bot. Tidskr., 14, 261—266).
- (1922a). Das Endosperm von *Hypericum*. (Svensk bot. Tidskr., 16, 60—68).
- (1922b). The embryosac of *Vittadinia*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 32, 89—98).
- (1922c). Zaadvorming en zaadsteriliteit in Deli-Tabak. (Bull. van het Deli Proefstation te Medan-Sumatra, Nr. 16).
- (1925). Embryological notes on tropical Compositae I. *Vernonia chinensis* and *V. cineraria*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 34, 188—192, Taf. 17, 18).
- u. RUTGERS, A. A. (1917). The embryology of *Aucuba Japonica*. (Rec. trav. bot. Néerland, 14, 119—126).
- PARMENTIER, P. (1901). Recherches morphologiques sur le pollen des Dialypétales. (Journ. Bot. France, 15, 150—166, 194—204, 218—222, 419—429).
- PAX, F. (1882). Beitrag zur Kenntnis des Ovulums von *Primula elatior* JACQU. und *officinalis* JACQU. (Diss. Breslau).
- PEARSON, H. H. W. (1909). Further observations on *Welwitschia*. (Philos. Transact. R. Soc. London, Ser. B. 200, 331—402, Taf. 22—30).
- and THOMSON, M. R. H. (1918). On some states in the life history of *Gnetum*. (Transact. R. Soc. South-Africa, 6, 231—269, Taf. 45—50).

- PÉCHOUTRE, F. (1901). Développement de l'ovule et de la graine du *Geum urbanum*. (Journ. de Bot., 15, 213—217).
- (1902). Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. (Ann. sci. nat., 8. Ser., Bot., 16, 1—158).
- PELTRISOT, C. N. (1904a). Développement et structure de la graine de quelques Ericacées. N. prel. (Journ. de Bot., 18, 234—242).
- (1904b). Développement et structure de la graine des quelques Ericacées. (Journ. de Bot., 309—367, 386—402).
- PENLAND, C. M. T. (1923). Cytological behavior in *Rosa*. (Bot. Gaz., 76, 403—410, Taf. 81, 32).
- PEROTTI, R. (1913). Contributions all'embriologia delle Dianthaceae. (Ann. di Botan., 11, 371—399, Taf. 4—6).
- PERROT, E. et GUÉRIN, P. (1903). Les *Didierea* de Madagascar. (Journ. de Bot., 17, 233—251).
- PERSIDSKY, D. (1914). Einige Fälle anomaler Bildung des Embryosackes bei *Delphinium elatum* L. [Russisch m. deutscher Zusammenf.]. (Mém. soc. nat. Kiew, 23, 97—112).
- (1926). Zur Embryologie der *Orobancha cumana* WALLR. und der *O. ramosa* L. (Bull. Jardin Bot. Kieff, 4, 6—10, 1 Taf.).
- PETER, J. (1920). Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. begründet von COHN, 14, 59—84).
- PETERS, C. A. (1898). Reproductive organs and embryology of *Drosera*. (Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., 46, 275).
- PETERS, K. (1908). Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta*. (Diss. Zürich).
- PETERSEN, H. E. (1914). Indledende Studier over Polymorphien hos *Anthriscus silvestris* (L.) HOFFM. (Diss. Kopenhagen).
- PFEIFFER, N. E. (1914). Morphology of *Thismia americana*. (Bot. Gaz., 57, 122—135, Taf. 7—11).
- (1918). The sporangia of *Thismia americana*. (Bot. Gaz., 66, 354—363, Taf. 16).
- PFEIFFER, W. M. (1912). The morphology of *Leitneria Floridana*. (Bot. Gaz., 53, 189—203, Taf. 18—20).
- PFITZER, E. (1880). Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Orchideen. 5. Zur Embryoentwicklung und Keimung der Orchideen. (Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. 2, 23—30).
- PFUNDT, M. (1910). Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. (Jb. wiss. Bot. 47, 1—40).
- PHEE, siehe MC PHEE.
- PICKETT, F. L. (1913). The development of the embryosac of *Arisaema triphyllum*. (Bull. Torr. bot. Club, 40, 229—235, Taf. 13, 14).
- (1915). A contribution to our knowledge of *Arisaema triphyllum*. (Mem. Torr. Bot. Club, 16, 1—55).
- (1916). The wandering tapetal nuclei of *Arisaema*. (Am. Journ. of Bot., 3, 461—469, Taf. 20).
- PIECH, K. (1924a). Zur Entwicklung der Pollenkörner bei *Scirpus lacustris* L. (Bull. Acad. Polon. Cl. math. et nat. Sér. B, Sc. nat., 113—123).
- (1924b). Über die Teilung des primären Pollenkerns und die Entstehung der Spermazellen bei *Scirpus palustris* L. (Bull. Acad. Pol. Cracovie. Cl. math. et nat. Sér. B, sc. nat., 605—621, 1 Taf.).
- (1927). Studja cytologiczne nad rodnajem *Scirpus*. (Rozpraw Wydziału matemat.-przyrod. Polskiej Akademii Umiejętości, S. A/B, 65—66).
- PIERPAOLI, I. (1917). Ricerche anatomiche, istologiche ed embriologiche sulla „*Putoria calabrica*“ PERS. (Ann. di Bot., 14, 83—100, Taf. 2—5).
- PIGOTT, E. M. (1914). Notes on *Nothopanax arboreum*, with some reference to the development of the gametophytes. (Transact. a Proc. New Zealand Inst., 47, 599—612).
- (1927). Observations on *Corynocarpus laevigata* FORST, the Karaka. (Transact. a. proc. New Zealand Inst., 58, 57—71).
- PIROTTA, R. e LONGO, B. (1900). Osservazione e ricerche sulle Cynomoriaceae EICH. (Annuario Ist. bot. Roma, 9, 97—115, 2 Taf.).
- PISEK, A. (1922). Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*). (B. d. b. G., 40, 406—409).
- (1923). Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*). (Jb. wiss. Bot., 62, 1—19).

- PISEK, A. (1924). Antherenentwicklung und meiotische Teilung bei der Wacholdermistel (*Arceuthobium oxycedri* [D. C.] M. B.); Antherenbau und Chromosomenzahlen von *Loranthus europaeus* JACQU. (Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., I, 133, 1—15).
- PODDUBNAJA, W. (1927). Spermatogenesis bei einigen Compositen. (Planta, 4, 284—298).
- PORSCH, O. (1907a). Versuch einer Phylogenie des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1907, S. (120)—(134)).
- (1907b). Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. (Jena).
- PORTHEIM, L. v. (1901). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Achaene und des Embryos der Compositen. I. *Senecio vulgaris*. (Sitzb. Lotos Prag).
- POULSEN, V. A. (1886). Bidrag till Triuridaceernes naturhistorie. (Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjöbenhavn 1884/6, 161—179, Taf. 12—14).
- (1903). *Pentaphragma ellipticum* sp. nov. Et Bidrag til Kundskab om *Slægten Pentaphragma* WALL. (Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjöbenhavn, 319—331, Taf. 4 u. 5).
- (1905). *Sciaphila nana* BL. Et Bidrag till Stövvejens udvikling hos Triuridaceerne. (Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjöbenhavn). (Ref. Bot. Centralbl., 49, 1905).
- PREDÄ, A. (1897). Recherches sur le sac embryonnaire de quelques Narcissées. (Bull. l'herbier Boissier, 5, ser. 1, 948—952).
- PROHASKA, K. (1883). Der Embryosack und die Endospermibildung in der Gattung *Daphne*. (Bot. Ztg., 41, 865—868, Taf. 8).
- QUISUMBING, E. und JULIANO, J. B. (1927). Development of ovule and embryo sac of *Cocos nucifera*. (Bot. Gaz., 84, 279—293).
- RACIBORSKI, M. (1893). Über die Chromatophilie der Embryosackkerne. (Anzeiger Akad. Wiss. Krakau, 247—258).
- (1894). Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen. (Flora, 78, 244—279).
- RADERMACHER, A. (1924). Die Gametophyten von *Nipa fruticans* und *Actinophloeus Macarthurii* BECC. MSC, sowie ein Versuch die Systematik der Angiospermen durch die haploide Generation zu ergänzen. (Ann. Jard. Buitenzorg, 35, 1—54, Taf. 1—4).
- RADLKOFER, L. (1856). Die Befruchtung der Phanerogamen. Ein Beitrag zur Entscheidung des darüber bestehenden Streites. (Leipzig 1856).
- RAITT, A. H. (1916). The development of the ovule of *Impatiens pallida* NUTT. (Plant World, 19, 195—203). [Nicht gesehen].
- RAUNKIAER, C. (1903). Kimdannelsen uden befrugtning hos Maelkebøtte (*Taraxacum*). (Bot. Tidskr., 25, 109—139).
- REED, H. S. (1903). The development of the macrosporangium of *Yucca filamentosa*. (Bot. Gaz., 35, 209—214).
- REED, E. L. (1924). Anatomy, embryology, and ecology of *Arachis hypogaea*. (Bot. Gaz., 78, 289—310, Taf. 5—6).
- REISER, R. (1911). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Epirrhizanthes*. (Bull. intern. Acad. Cracovie. Ser. B. sc. nat., 351—358).
- RENNER, O. (1914). Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarkiana* und einigen verwandten Arten. (Flora, 107, 115—150, Taf. 12, 13).
- (1919a). Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen einiger Oenotheren. (B. d. b. G., 37, 128—133).
- (1919b). Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. (Ztschr. f. Bot., 11, 305—380).
- (1921). Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. (Ztschr. f. Bot., 13, 609—621).
- RESVOLL, T. (1909). Über die Winterknospen der norwegischen Gebirgsweiden. (Nyt Mag. f. Naturvidenskaberne, 47, 299—367, Taf. 22—24).
- RIDDLE, L. C. (1898). The embryology of *Alyssum*. (Bot. Gaz., 26, 314—324, Taf. 26—28).
- (1905a). Development of the embryosac and embryo of *Staphylea trifoliata*. (Ohio Nat., 5, 320—325).
- (1905b). Notes on the morphology of *Philotria*. (Ohio Nat., 5, 304—305).
- (1905c). Development of the embryo sac and embryo of *Batrachium longirostre*. (Ohio Nat., 5, 353—363).
- RISSE, K. (1926). Chromosomenzahlen und Periplasmodiumbildung in der Familie der Dipsacaceen. (Ber. deutsch. bot. G., 44, 296—297).
- RITTINGHAUS, P. (1886a). Einige Beobachtungen über das Eindringen der Pollenschläuche ins Leitgewebe. (Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl., 43, 105—122, Taf. 3).
- (1886b). Über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äußere Einflüsse. (Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl., 43, 123—166).

- RITZEROW, H. (1908). Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. (Flora, 98, 163—212).
- ROBBINS, W. W. a. BORTHWICK, H. A. (1925). Development of the seed of *Asparagus officinalis*. (Bot. Gaz., 80, 426—438).
- ROBERTSON, A. (1915). Cytology and classification. (New Phytol, 4, 134—139).
- ROBINSON, J. (1924). Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morphobiologische Blütenuntersuchungsmethode. (Sitzb. Ak. Wiss. Wien, 133, I, 181—211, 2 Taf.).
- ROCÉN, Th. (1926). Några drag ur Caryophyllaceernas embryologi. (Svensk. bot. Tidskr. 20, 97—98).
- (1927). Zur Embryologie der Centrospermen. (Diss. Uppsala).
- RÖSSLER, W. (1911). Ein neuer Fall des Durchganges eines Pollenschlauches durch das Integument. (B. d. b. G., 29, 370—375).
- (1917). Pollenschläuche und Embryosack-Haustorien von *Plantago major*. (B. d. b. G., 35, 460—463).
- ROMBACH, S. (1911). Die Entwicklung der Samenknope bei den Crassulaceen. (Rec. trav. bot. Néerl., 8, 182—200).
- ROMELL, L. G. (1919). Notes on the embryology of *Salsola Kali* L. (Svensk. bot. Tidskr., 13, 212—214).
- ROSANOFF, S. (1865). Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der Mimosaceae. (Jb. wiss. Bot., 4, 441—450, Taf. 31, 32).
- (1866/7). Morphologisch-embryologische Studien. (Jb. wiss. Bot., 5, 72—82, Taf. 5—7).
- ROSEN, F. (1892). Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. I. Über tinktorielle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualkerne. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. von COHN, 5, 443—459, Taf. 16).
- (1896). Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. von COHN, 7, 225—312, Taf. 2—5).
- ROSENBERG, O. (1901a). Über die Embryologie von *Zostera marina* L. (Bihang Svenska Vet.-Akad. Handl., 27, Afd. III, No. 6).
- (1901b). Über die Pollenbildung von *Zostera*. (Meddel. Stockholms Högskolas Upsala).
- (1903). Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. (B. d. b. G., 21, 110—119, Taf. 7).
- (1904a). Über die Reduktionsteilung eines *Drosera*-Bastardes. (Meddel. Stockholms Högsk.).
- (1904b). Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. (B. d. b. G., 22, 47—53, Taf. 4).
- (1905). Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. (Bot. Notiser, 1—24).
- (1906). Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. (B. d. b. G., 24, 157—161, Taf. 11).
- (1908). Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. (OSTENFELD, C. H. and ROSENBERG, O., Experimental and cytological studies in the *Hieracia* II). (Bot. Tidskr., 28, 143—170, 2 Taf.).
- (1909a). Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. (K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 43).
- (1909b). Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. (Svensk bot. Tidskr., 3, 150—162).
- (1909c). Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. (Svensk bot. Tidskr., 3, 64—77, Taf. 1).
- (1912). Über die Apogamie von *Chondrilla juncea*. (Svensk bot. Tidskr., 6, 914—919).
- (1917). Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. (Svensk bot. Tidskr., 11, 145—206).
- (1918). Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. (Arkiv för Bot., 15, Nr. 11).
- (1920). Weitere Untersuchungen über die Chromosomenzahl in *Crepis*. (Svensk bot. Tidskr., 14, 319—322).
- (1926). Zum Mechanismus der diploiden Kernteilung in Pollenmutterzellen. (Arkiv för Bot., 20, B, Nr. 3).
- ROSENDAHL, C. O. (1906). Preliminary note on the embryogeny of *Symplocarpus foetidus* SALISB. (Science N. S., 23, 590).

- ROSENDAHL, C. O. (1909). Embryosac-development and embryology of *Symplocarpus foetidus*. (Minnesota Bot. Stud., 4, 1—9, Taf. 1—3; Ref. Bot. Gaz., 48, 1909).
- ROTH, F. (1906). Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. (Verh. Nat. Ver. Preuß. Rheinlande u. Westphalens, 63, 327—360, Taf. 1).
- ROTMISTROW, W. (1925). Eine der Ursachen der Mannigfaltigkeit in der Natur. (Ztschr. ind. Abst.- und Vererbungsl., 37, 343—357).
- ROWLE, W. W. (1896). The stigmas and pollen of *Arisaema*. (Bull. Torrey Bot. Club, 23, 369—370, Taf. 272—273).
- RÜBEL, E. (1908). Überwinterungsstadien von *Loiseleuria procumbens*. Ber. d. b. G., 26a, 803—808).
- RUEHLE, K. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Prunus*. (Bot. Arch. herausg. v. MEZ, 8, 224—249).
- RUHLAND, W. und WETZEL, K. (1924). Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. (B. d. b. G., 42, 3—14).
- RUPERT, J. (1902). Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues des Gynoeceums bei *Lamium* und *Rosmarinus*. (Sitzb. Lotos Prag, N. F., 22, 101—117).
- RUTGERS, F. L. (1923). Reliquiae Treubianae III. Embryosac and embryo of *Moringa oleifera* LAM. The female gametophyte of Angiosperms. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 33, 1—66, Taf. 1—6).
- RUYS, J. D. (1924a). Over „drieling“-groepen van chromosomen bij de deelingen van de endospermkernen van *Mouriria anomala* PULLE. (Verslagen v. d. gewone Vergaderingen der Wis- en Natuurkundige afdeling. Acad. Wetensch. Amsterdam, 33).
- (1924b). Contribution à l'histoire du développement des Mélastomacées. Énumération des plantes Phanérogames Angiospermes examinées au point de vue de la Karyologie. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 34, 1—123, Taf. 1—3; auch Diss. Leiden).
- RYBIN, V. A. (1927). Polyploid hybrids of *Nicotiana Tabacum* L. × *Nicotiana rustica* L. [Russisch mit engl. Zusammenf.]. (Bull. applied Bot., Genet. and Plant-Breeding, 17, 191—240).
- SAAME, O. (1906). Über Kernverschmelzung bei der karyokinetischen Kernteilung im protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes von *Fritillaria imperialis*. (B. d. b. G., 24, 300—303, Taf. 14).
- SACHS, J. (1874). Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. (Leipzig).
- SAKAMURA, T. und STOW, J. (1926). Über die experimentell veranlaßte Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. (Jap. Journ. of Bot., 3, 111—137, Taf. 3).
- SAMUELS, J. A. (1912). Études sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* BL. (Archiv f. Zellforschung, 8, 52—120, Taf. 3—5).
- SAMUELSSON, G. (1913). Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Bicornes*-Typen. (Svensk bot. Tidskr. 7, 97—188).
- (1914). Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. (Svensk bot. Tidskr., 8, 181—189).
- SANDT, W. (1921). Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. (Flora, 114, 329—384).
- SANTOS, J. K. (1923). Differentiation among chromosomes in *Elolea*. Bot. Gaz., 75, 42—59, Taf. 3).
- SARGANT, E. (1895). Some details of the first nuclear division in the pollen mother cells of *Lilium martagon* L. (Journ. R. Microsc. Soc., 283—287).
- (1896a). Direct nuclear division in the embryosac of *Lilium Martagon*. (Ann. of Bot., 10, 107—108).
- (1896b). The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. I. Oogenesis. (Ann. of Bot., 10, 445—477, Taf. 22—23).
- (1897). The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. II. Spermatogenesis. (Ann. of Bot., 11, 187—224, Taf. 10, 11).
- (1899). On the presence of two vermiform nuclei in the fertilized embryosac of *Lilium Martagon*. (Proc. Roy. Soc. London, 165, 163—165).
- (1900). Recent work on the results of fertilization in Angiosperms. (Ann. of Bot., 14, 689—712).
- (1908). The reconstruction of a race of primitive Angiosperms. (Ann. of Bot., 22, 121—186).
- SATEISHI, S. (1927). On the development of the embryo sac and fertilization of *Acalypha australis* L. (PR. N.). (Bot. Mag. Tokyo, 41, 477—485, Taf. 15—17).

- SAUER, L. W. (1909). Nuclear divisions in the pollen mothercells of *Convallaria majalis* L. (Ohio Natural., 9, 497—505).
- SAWYER, M. L. (1917). Pollen tube and spermatogenesis in *Iris*. (Bot. Gaz., 64, 159—164).
- (1925). Crossing *Iris pseudoacorus* and *I. versicolor*. (Bot. Gaz., 79, 60—72, Taf. 5—10).
- SAX, K. (1916). Fertilization in *Fritillaria pudica*. (Bull. Torrey bot. Club, 43, 505 bis 522, Taf. 27—29).
- (1918). The behavior of the chromosomes in fertilization. (Genetics, 3, 309—327, Taf. 1—2).
- (1921). Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationships and endosperm development. (Genetics, 6, 399—416).
- (1922a). Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. (Genetics, 7, 513—522).
- (1922b). Sterility in wheat hybrids. III. Endosperm development and F_2 sterility. (Genetics, 7, 553—558).
- SAXTON, W. T. (1907). On the development of the ovule and embryo sac of *Cassia tomentosa*. (Transact. South-Africa phil. Soc., 18, 1—5, Taf. 1—2).
- (1910). The ovule of the Bruniaceae. (Transact. R. Soc. South-Africa, 2, 1, 27—31).
- SCHACHNER, J. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Blüten- und Samenentwicklung der Scitamineen. (Flora, 117, 16—40, Taf. 1).
- SCHACHT, H. (1850). Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryos. (Amsterdam).
- (1855a). Über die Entstehung des Pflanzenkeims. (Flora, 38, 145—158, 161 bis 170, Taf. 2).
- (1855b). Über die Befruchtung der *Pedicularis silvatica*. (Flora, 38, 449—461, 465—476, Taf. 16).
- (1858). Über Pflanzenbefruchtung. (Jb. wiss. Bot., 1, 193—232).
- (1863). Über die Zellstoffäden in der vorderen Aussackung des Embryosackes von *Pedicularis sylvatica*. (Jb. wiss. Bot., 3, 339—351).
- (1866). Die Blüte und die Befruchtung von *Santalum album*. (Jb. wiss. Bot., 4, 1—19, Taf. 1—4).
- SCHADOWSKY siehe unter SHADOWSKY.
- SCHAFFNER, J. H. (1896). The embryosac of *Alisma Plantago*. (Bot. Gaz., 21, 123—132, Taf. 9—10).
- (1897a). The life history of *Sagittaria variabilis*. (Bot. Gaz., 23, 252—273, Taf. 20—26).
- (1897b). The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. (Bot. Gaz., 24, 93—102, Taf. 4—6).
- (1897c). The division of the macrospore of *Lilium philadelphicum*. Bot. Gaz., 23, 430—452, Taf. 37—39).
- (1901). A contribution to the life history and cytology of *Erythronium*. (Bot. Gaz., 31, 369—387, Taf. 4—9).
- (1904). The jacket layer in *Sassafras*. (Ohio Natural., 4, 191—193).
- (1906). Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium tigrinum*. (Bot. Gaz., 41, 183—191, Taf. 12—13).
- (1907). Synapsis and Synzesis. (Ohio Natural., 7, 41—48).
- (1908). On the origin of polar conjugation in the Angiosperms. (Ohio Natural., 8, 255—258).
- (1909). The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. (Bot. Gaz., 47, 198—214).
- SCHAFFNER, M. (1906). The embryology of the Shepherds Purse. (Ohio Natural., 7, 1—8).
- SCHERTZ, F. M. (1919). Early development of floral organs and embryonic structures of *Scrophularia Marylandica*. (Bot. Gaz., 68, 441—450, Taf. 27—29).
- SCHIEHMANN, E. (1924). Neuere genetische Arbeiten über die Gattung *Rosa*. (Ztschr. induct. Abst. u. Vererbgs., 35, 161—172).
- SCHILLER, J. (1907). Untersuchungen über die Embryogenie der Gattung *Gnaphalium*. (Öst. bot. Ztschr., 57, 1 Taf.).
- SCHIMPER, A. F. W. (1885). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. (Jb. wiss. Bot., 16, 1—247, Taf. 1—5).
- SCHKORBATOW, L. (1912). Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale*. (Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow, 45, 15—55, 4 Taf.).

- SCHLIMBACH, H. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Samenanlagen und Samen der Amaryllidaceen mit Berücksichtigung des Wassergehaltes der Samen. (Flora, 117, 41—54).
- SCHLOTTERBECK, J. O. (1896). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte pharmakognostisch wichtiger Samen. (Diss. Bern).
- (1898). The development of the seed of *Melampyrum pratense* and of *Oroton tiglium*. (Proc. Amer. Assoc. Advanc. of Sci., 46, 275—278).
- SCHMID, B. (1902). Beiträge zur Embryoentwicklung einiger Dicotylen. (Bot. Ztg., 60, 297—330, Taf. 8—10).
- SCHMID, E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. (Beih. bot. Centralbl., 20, 1. Abt., 175—299, Taf. 11, 12).
- SCHMID, W. (1925). Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Mesembrianthemum pseudotruncatellum* BERGER. (Beibl. 8 zur Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, 70).
- SCHMIDT, H. (1907). Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* L. und *Diplocyathium* n. g. (Beih. bot. Centralbl., 1. Abt., 22, 20—69).
- SCHNARF, K. (1914). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger europäischer *Hypericum*-Arten. (Sitzb. Ak. Wiss. Wien., math.-nat. Kl., 123, Abt. 1).
- (1917a). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. (Denkschr. Ak. Wiss. Wien. math.-nat. Kl., 94).
- (1917b). Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. (Sitzb. Ak. Wiss. Wien. math.-nat. Kl., 126, 1).
- (1919). Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. (Sitzb. Ak. Wiss. Wien. math.-nat. Kl., Abt. I, 128).
- (1921a). Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. I. *Gilia millefoliata* FISCH. et MEY. Öst. bot. Ztschr., 153—158, Taf. 2).
- (1921b). Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica* (R. BROWN) GARDN. (Öst. bot. Ztschr., 255—261).
- (1922a). Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. III. Zur Samenentwicklung einiger *Viola*-Bastarde. (Öst. bot. Ztschr., 190—199).
- (1922b). Beiträge zur Kenntnis des Blütenbaues von *Alangium*. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl., Abt. I, 131, 199—208).
- (1923). Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. IV. Über das Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen. (Öst. bot. Ztschr., 242—245).
- (1924). Bemerkungen zur Stellung der Gattung *Saurauia* im System. (Sitzb. Ak. Wiss. Wien. math.-nat. Kl., Abt. I, 133, 17—28).
- (1925). Kleine Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*). (Öst. bot. Ztschr., 40—50).
- (1926). Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. VI. Über die Samenentwicklung einiger Gramineen. (Öst. bot. Ztschr., 105—113).
- SCHNEGG, H. (1902). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. (Flora, 90, 161—208).
- SCHNEIDER, H. (1914). Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Thelygonum Cynocrambe* L. (Flora, 106, 1—41).
- SCHNIEWIND-THIES, J. (1901). Die Reduktion der Chromosomenzahl und die folgenden Kertellungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. (Jena).
- SCHOCH, M. (1920). Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen *Burmannia*-Arten. (Arbeiten Inst. allg. Bot. u. Pflanzenphys. Univ. Zürich, 24).
- SCHOENEBECK, B. (1924). Die Antipodenvermehrung der Typhaceen. (Ber. d. b. G., 42, 296—299).
- SCHÖNLAND, S. (1883). Über die Entwicklung der Blüte und der Frucht bei den Platanen. (Englers bot. Jb., 4, 308—327, Taf. 6).
- SCHÜRHOFF, P. N. (1913). Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. (Jb. wiss. Bot., 52, 405—409, Taf. 5).
- (1915). Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. (Jb. wiss. Bot., 55, 499—519, Taf. 3, 4).
- (1916). Über regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen von *Sambucus*. (Biol. Centralbl., 36, 433—439).
- (1917). Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von *Asparagus officinalis*. (Flora, 109, 55—60, Taf. 5).
- (1919a). Zur Phylogenie des Angiospermen-Embryosackes. (B. d. b. G., 37, 160—168).

- SCHÜRHOFF, P. N. (1919b). Die Drüsenzellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon*. (Biol. Zentralbl., 38, 188—196).
- (1920a). Der Embryosack von *Tussilago Farfara*. (B. d. b. G., 38, 217—219).
- (1920b). Die Antipodenvermehrung der Sparganiaceae. (B. d. b. G., 38, 346—349).
- (1921a). Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*. (B. d. b. G., 39, 377—379).
- (1921b). Über die Teilung des generativen Kerns vor der Teilung des Pollenkerns. (Archiv f. Zellforschung, 15, 145—159, Taf. 6).
- (1922a). Die Teilung des vegetativen Pollenkernes bei *Eichhornia crassipes*. (B. d. b. G., 40, 60—63).
- (1922b). Die Befruchtung von *Viscum album* L. (B. d. b. G., 40, 314—316).
- (1922c). Zur Polyembryonie von *Allium odorum*. (B. d. b. G., 40, 374—381).
- (1923). Zur Apogamie von *Calycanthus*. (Flora, 116, 73—84, Taf. 1).
- (1924a). Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen (siphonogamen Embryophyten). (Englers bot. Jb., 59, 198—285).
- (1924b). Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. (Jb. wiss. Bot., 63, 707—759).
- (1924c). Die geschlechtsbegrenzte Vererbung der Kleistogamie bei *Plantago* Sect. *Novorbis*. (B. d. b. G., 42, 311—321).
- (1925a). Zur Zytologie von *Saxifraga*. (Jb. wiss. Bot., 64, 443—449, Taf. 1).
- (1925b). Zur Zytologie von *Melandryum*-Zwittern. (B. d. b. G., 43, 450—454).
- (1926a). Zur Pleiophylie der Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwicklung. (Rep. spec. nov. regni veg. Beih. 41, 3—14).
- (1926b). Die Zytologie der Blütenpflanzen. (Stuttgart).
- (1926c). Synergidenhaustorien der Calenduleae und Arctotideae sowie die systematische Stellung der Compositae (B. d. b. G., 44, 665—673, Taf. 18).
- (1927). Zytologische Untersuchungen über *Mentha*. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, herausg. v. COHN, 15, 129—146, Taf. 3, 4).
- und JÜSSEN, F. J. (1925). Nuzellarembryonie bei *Spathiphyllum Patinii* (Hogg.) N. E. Br. (B. d. b. G., 43, 454—456, Taf. 16).
- SCHWARZENBACH, F. (1922). Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) CRANTZ unter Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art. (Flora, 115, 393—514, Taf. 11—13).
- SCHWEIGER, J. (1909). Vergleichende Untersuchungen über *Sarracenia* und *Cephalotus follicularis* betreffs ihrer etwaigen Verwandtschaft. (Beih. bot. Centralbl., 25, II, 490—539).
- (1905). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. (Flora, 94, 339—379).
- SCHWEMMLE, J. (1924a). Zur Kenntnis der reziproken Bastarde zwischen *Epilobium parviflorum* und *roseum*. (Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, 34, 145—185).
- (1924b). Vergleichend-zytologische Untersuchungen an Onagraceen. (Ber. d. b. G., 42, 238—243, Taf. 1).
- SCHWERE, S. (1896). Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale*. (Flora, 82, 32—66, Taf. 2—5).
- SCHWERTSCHLAGER, J. (1915). Beobachtungen und Versuche zur Biologie der Rosenblüte und der Rosenbefruchtung. (Ber. bayrisch. bot. Ges. z. Erf. heimischen Flora, 15, 1—16).
- SCROBISCHESKY, W. (1884). Über die Bedeutung des Fadenapparates bei *Viscum album*. (Bot. Centralbl., 18, 5. Jgg., 2. Quartal, 156—157).
- SEARS, P. B. (1917). Amiotic parthenogenesis in *Taraxacum vulgare* (LAM.) SCHRK. and *T. laevigatum* (WILLD.) D. C. (Ohio Journ. Sci., 27, 97—100).
- (1922). Variations in cytology and gross morphology of *Taraxacum*. I. Cytology of *Taraxacum laevigatum*. (Bot. Gaz., 73, 308—325).
- SEATON, S. (1908). The development of the embryosac of *Nymphaea advena*. (Bull. Torr. Bot. Club, 35, 283—296, Taf. 18, 19).
- SEEFELDNER, G. (1912). Die Polyembryonie bei *Cynanchum vincetoxicum* (L.) PERS. (Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., I, 121, 274—296, 4 Taf.).
- SEELIEB, W. (1924). Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.) WAHLBN. (Bot. Not., 172—178).
- SEIFRIZ, W. (1921). Observations on some physical properties of protoplasm by aid of mikrodisssection. (Ann. of Bot., 35, 269—296).
- SEMIANINOVA, M. (1925). Étude embryologique de *Lophrys myodes*. (Ztschr. Russ. bot. Ges., 9, 10—14). Russ. mit franz. Res. (Ref. Bot. Centralbl. N. F., 7, 1926).

- SERGUÉEFF, M. (1907). Contribution à la morphologie et la biologie des Aponogetonacées. (Thèse Genève).
- SERVETTAZ, C. (1909). Monographie des Eléagnacées. (Beih. bot. Centralbl., 25, II. Abt., 351—387).
- SHADOWSKY, A. (1912). Beiträge zur Embryologie der Gattung *Epirrhizanthes*. (Biol. Ztschr. Moskau 2, 28—52, 2 Taf.).
- (1924). Embryological researches on *Plantago major* L. f. *phyllostachya* WALLR. (Bull. soc. Nat. Moscou, sect. biol., nouv. sér., 33, 234—259).
- (1925a). Über die Entwicklung des Embryosackes bei *Pancretium maritimum*. (B. d. b. G., 43, 361—365, Taf. 14).
- (1925b). Types de développement du pollen et leur signification phylogénétique. [Russisch]. (Bull. Applied Bot. a. Plant Breeding. Leningrad, 14, 133—142).
- (1925c). Types de développement des sac embryonnaires chez les Angiospermes. [Russisch mit franz. Rés.] (Journ. Soc. bot. Russ. 10, 353—372).
- (1926). Der antipodiale Apparat bei Gramineen. (Flora, 120, 344—370).
- SHARP, W. (1911). The embryo sac of *Physostegia*. (Bot. Gaz., 52, 218—225, Taf. 6, 7).
- (1912). The Orchid embryo sac. (Bot. Gaz., 54, 373—385, Taf. 21—23).
- (1921). An Introduction to cytology. (New York).
- SHATTUCK, C. H. (1905). A morphological study of *Ulmus americana*. (Bot. Gaz., 40, 209—223, Taf. 7—9).
- SHAW, CH. H. (1904). Note on the sexual generation and the development of the seed-coats in certain of the Papaveraceae. (Bull. Torr. Bot. Club, 31, 429—433, Taf. 15).
- SHIBATA, K. (1902a). Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*. (Flora, 90, 61—66, Taf. 1).
- (1902b). Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. Vorl. Mitt. (Biol. Centralbl., 22, 705—714).
- und MIYAKE, K. (1908). Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. (Bot. Mag. Tokyo, 22, 141—144, Taf. 6).
- SHIMOTOMAI, N. (1927). Über Störungen der meiotischen Teilungen durch niedrige Temperaturen. (Bot. Mag. Tokyo, 41, 149—160).
- SHOEMAKER, D. N. (1905). On the development of *Hamamelis virginiana*. (Bot. Gaz., 39, 245—266, Taf. 6, 7).
- SHOEMAKER, J. S. (1926). Pollen development in the Apple, with special reference to chromosome behavior. (Bot. Gaz., 81, 148—172, Taf. 12—14).
- SHREVE, F. (1905). The development of *Sarracenia purpurea* L. (John Hopkins Univ. Circ. N. S. 5 = 178, 31—34).
- (1906). The development of *Sarracenia purpurea* L. (Bot. Gaz., 42, 107—126, Taf. 3—5).
- SINOTO, Y. (1920). On the nuclear divisions and the partial sterility of *Oenothera Lamarckiana* SER. (P. N.) [Japanisch]. (Bot. Mag. Tokyo [277]—[292], [301]—[317]).
- (1924). On chromosome behavior and sex determination in *Rumex acetosa* L. (Bot. Mag. Tokyo, 38, 153—162).
- (1927). Microsporogenesis in *Oenothera sinuata* L. (Bot. Mag. Tokyo, 41, 225—234).
- SKOTTSBERG, C. (1913a). Morphologische und embryologische Studien über die Myzodendraceen. (Kungl. Svensk Vetensk. Ak. Handlingar, 51, Nr. 4).
- (1913b). *Tetrachondra patagonica* n. sp. und die systematische Stellung der Gattung. (Engl. bot. Jb., 48, Beibl. 107, 17—26).
- (1914). Myzodendraceae. (Das Pflanzenreich, IV, 68).
- SMALL, J. (1919). The origin and development of the Compositae. XII. (New Phytol., 18, 129—176).
- SMITH, A. C. (1904). The structure and parasitism of *Aphyllum uniflorum* GREY. (Contr. Bot. Labor. Univ. Pennsylv., 2).
- SMITH, P. M. (1916). The development of the embryo and seedling in *Dioscorea villosa*. (Bull. Torr. bot. Club, 43, 545—558, Taf. 31—34).
- SMITH, W. R. (1898). A contribution to the life-history of the Pontederiaceae. (Bot. Gaz., 25, 324—337, Taf. 19—20).
- (1908). Endosperm of the Pontederiaceae. (Bot. Gaz., 45, 338—339).
- (1910). The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. (Bot. Gaz., 49, 281—289, Taf. 19—20).
- (1911). The tetranucleate embryo sac of *Clintonia*. (Bot. Gaz., 52, 209—217, Taf. 5).
- SNOW, J. W. (1893). The conductive tissue of the monocotyledonous plants. (Diss. Zürich).

- SÖDERBERG, E. (1919). Über die Pollenentwicklung bei *Chamaedorea corallina* KARST. (Svensk bot. Tidskr., 13, 204—211).
- (1927). Über die Chromosomenzahl von *Houttuynia cordata*. (Svensk bot. Tidskr., 21, 247—250).
- SOLMS-LAUBACH (1874). Über den Bau des Samens in den Familien der Rafflesiaceae und Hydnoraceae. (Bot. Ztg., 32, 337—342, 353—358, 369—374, 385—389, Taf. 8).
- (1878). Über monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. (Bot. Ztg., 36, 65—74, 81—93, Taf. 4).
- (1898). Die Entwicklung des Ovulums und des Samens bei *Rafflesia* und *Brugmansia*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, Suppl. 2, 11—22).
- SOLTWEDEL, F. (1882). Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. (Jenaische Ztschr., 15, 341—380).
- SOUÈGES, R. (1907). Développement et structure du tégument séminal chez les Solanacées. (Ann. sc. nat. Bot., Sér. 9, 6, 1—124).
- (1910a). Un cas de développement anormal de l'embryon chez l'*Anemone Pulsatilla* L. (Bull. soc. bot. France, 57, 47—48).
- (1910b). Sur la présence de protoplasma supérieur (ergastoplasma) dans les antipodes des Renonculacées. (Bull. soc. bot. France, 57, 102—108).
- (1910—1914). Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. (Bull. soc. bot. France, 57: 242—250, 266—275, 509—517, 569—576; 58: 128—135, 144—151, 188—195, 542—549, 629—636, 718—725; 59: 23—31, 51—56, 474—482, 545—550, 602—609; 60: 150—157, 237—243, 283—289, 506—514, 542—549; 61: 27—32, 54—60).
- (1912). Développement de l'ovule et du sac embryonnaire chez les *Adonis*. (Anat. Anzeiger Jena, 41, 209—240).
- (1914a). Nouvelles recherches sur le développement de l'embryon chez les Crucifères. (Ann. sc. nat. Bot., 9. sér., 19, 310—339).
- (1914b). Nouvelles observations sur l'embryogénie des Crucifères. (C. R. Acad. Paris, 158, 1356—1359).
- (1916). Les premières divisions de l'oeuf et l'origine de l'hypophyse chez le *Capsella Bursa-pastoris* MOENCH. (C. R. Acad. Paris, 163, 158—160).
- (1917a). Embryogénie des Alismacées. Développement du proembryon chez la *Sagittaria sagittifolia* L. (C. R. Acad. Paris, 165, 715—717).
- (1917b). Embryogénie des Alismacées. Différenciation du cône végétatif de la tige chez le *Sagittaria sagittifolia* L. (C. R. Acad. Paris, 165, 1014—1017).
- (1918a). Embryogénie des Alismacées. Différenciation de l'extrémité racinaire chez le *Sagittaria sagittifolia*. (C. R. Acad. Paris, 166, 49—51).
- (1918b). Embryogénie des Liliaceae: Développement de l'embryon chez l'*Anthericum ramosum*. (C. R. Acad. Paris, 167, 34—37).
- (1919a). Les premières divisions de l'oeuf et les différenciations du suspenseur chez le *Capsella bursa-pastoris* MOENCH. (Ann. sc. nat., 10. sér., Bot. 1, 1—28).
- (1919b). Embryogénie des Polygonacées. Développement de l'embryon chez le *Polygonum Persicaria*. (C. R. Acad. Paris, 168, 791—793).
- (1919/20). Recherches sur l'embryogénie des Polygonacées. (Bull. soc. bot. France, 66, 168—199; 67, 1—11, 75—85).
- (1920a). Développement de l'embryon chez le *Chenopodium Bonus-Henricus* L. (Bull. soc. bot. France, 67, 233—257).
- (1920b). Embryogénie des Composées. Les premiers stades du développement de l'embryon chez les *Senecio vulgaris*. Les derniers stades du développement. (C. R. Acad. Paris, 171, 254—256, 356—357).
- (1920c). Embryogénie des Urticacées. Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. (C. R. Acad. Paris, 171, 1009—1012).
- (1920d). Embryogénie des Solanacées. Développement de l'embryon chez les *Nicotiana*. (C. R. Acad. Paris, 170, 1125—1127).
- (1920e). Embryogénie des Oenothéracées. Développement de l'embryon chez l'*Oenothera biennis*. (C. R. Acad. Paris, 170, 946—949).
- (1921a). Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera*. (Bull. Soc. bot. France, 68, 172—188, 280—294).
- (1921b). Embryogénie des Scrophulariacées. Développement de l'embryon chez le *Veronica arvensis* L. (C. R. Acad. Paris, 172, 703—705).
- (1921c). Recherches sur l'embryogénie des Labiées. (Bull. soc. bot. France, 68, 441—464).

- SOUÈGES, R. (1921d). Embryogénie des Boragacées. Les premiers termes du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida*. (C. R. Acad. Paris, 173, 726—728).
- (1921e). Embryogénie des Boragacées. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida*. (C. R. Acad. Paris, 173, 848—850).
- (1922a). Recherches sur l'embryogénie des Solanacées. (Bull. Soc. bot. France, 69, 163—178, 236—241, 352—365, 555—585).
- (1922b). Embryogénie des Malvacées. Développement de l'embryon chez le *Malva rotundifolia*. (C. R. Acad. Paris, 175, 1435—1436).
- (1922c). Embryogénie des Caryophyllacées. Les premiers stades du développement de l'embryon chez le *Sagina procumbens* L. Les derniers stades du développement chez le *Sagina procumbens* L. (C. R. Acad. Paris, 175, 709—711, 894—896).
- (1922d). Recherches embryogéniques sur l'*Hippuris vulgaris*. (C. R. Acad. Paris, 175, 529—532).
- (1923a). Embryogénie des Valerianacées. Développement de l'embryon chez le *Valerianella olitoria* POLL. (C. R. Acad. Paris, 176, 1081—1083).
- (1923b). Embryogénie des Joncacées. Développement de l'embryon chez le *Luzula Forsteri*. DC. (C. R. Acad. Paris, 177, 705—708).
- (1923c). Embryogénie des Salicacées. Développement de l'embryon chez le *Salix triandra* L. (C. R. Acad. Paris, 177, 1234—1237).
- (1923d). Embryogénie des Géraniacées. Développement de l'embryon chez le *Geranium molle* L. (C. R. Acad. Paris, 177, 556—559).
- (1923e). Développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida*. (Bull. Soc. bot. France, 70, 1923, 385—401).
- (1923f). Embryogénie des Plantaginacées. Développement de l'embryon chez le *Plantago lanceolata* L. (C. R. Acad. Paris, 177, 964—967).
- (1923g). Embryogénie des Géraniacées. Développement de l'embryon chez l'*Erodium cicutarium*. (C. R. Acad. Paris, 176, 1565—1567).
- (1923h). Développement de l'embryon chez le *Geum urbanum* L. (Bull. Soc. bot. France, 70, 645—660).
- (1924a). Embryogénie des Polygonacées. Le développement de l'embryon chez le *Polygonum aviculare* L. (C. R. Acad. Paris, 178, 409—412).
- (1924b). Développement de l'embryon chez le *Sagina procumbens* L. (Bull. soc. bot. France, 71, 590—614).
- (1924c). Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le *Poa annua* L. (C. R. Acad. Paris, 178, 860—862).
- (1924d). Embryogénie des Linacées. Développement de l'embryon chez le *Linum catharticum* L. (C. R. Acad. Paris, 178, 1307—1310).
- (1924e). Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Sherardia arvensis* L. (C. R. Acad. Paris, 178, 1919—1921).
- (1924f). Développement de l'embryon chez le *Linum catharticum* L. (Bull. soc. bot. France, 71, 925—938).
- (1924g). Développement de l'embryon chez l'*Euphorbia Esula* L. (C. R. Acad. Paris, 179, 989—991).
- (1924h). Embryogénie des Typhacées. Développement de l'embryon chez le *Sparganium simplex* L. (C. R. Acad. Paris, 179, 198—200).
- (1925a). Embryogénie des Hypericacées. Développement chez l'*Hypericum perforatum* L. (C. R. Acad. Paris, 180, 949—950).
- (1925b). Embryogénie des Lythracées. Développement de l'embryon chez le *Lythrum salicaria*. (C. R. Acad. Paris, 180, 1417—1418).
- (1925c). Développement de l'embryon chez le *Sherardia arvensis* L. (Bull. Soc. bot. France, 72, 546—564).
- (1925d). Développement de l'embryon chez l'*Euphorbia virgata* L. (Bull. soc. Bot. France, 72, 1018—1031).
- (1925e). Embryogénie des Crassulacées. Développement de l'embryon chez le *Sedum acre* L. (C. R. Acad. Paris, 181, 521—522).
- (1926a). Embryogénie des Ombellifères. Développement chez le *Carum Carvi* L. (C. R. Acad. Paris, 182, 339—341).
- (1926b). Développement de l'embryon chez le *Ruta graveolens* L. (Bull. soc. bot. France, 73, 245—260).
- (1926c). Embryogénie des Papaveracées. Développement du proembryon chez le *Papaver Rhoeas*. (C. R. Acad. Paris, 183, 902—904).
- (1926d). Un mode d'avortement du sac embryonnaire chez le *Papaver Rhoeas*. (Bull. soc. bot. France, 73, 636—640).

- SOUÈGES, R. (1926e). Embryogénie des Papaveracées. Les derniers stades du développement chez le *Papaver Rhoeas*. (C. R. Ac. Paris 184, 1119—1120).
- (1926f). Polyembryonie chez le *Plantago lanceolata* L. (Bull. soc. bot. France, 73, 955—957).
- (1927a). Développement de l'embryon chez le *Sedum acre* L. (Bull. soc. bot. France, 74, 234—251).
- SPANGLER, R. C. (1925). Female gametophyte of *Trillium sessile*. (Bot. Gaz., 79, 217—221, Taf. 16—17).
- STAUFFACHER (1911). Die Rolle des Nukleins in der Fortpflanzung. (Verh. Schweizer. Naturf. Ges., 94, 1, 81—104).
- STENAR, H. (1924a). Om embryologien hos Hypoxidoideae-Hypoxideae. (Svensk bot. Tidskr., 18, 524).
- (1924b). Om embryologien hos amaryllidaceer. (Svensk bot. Tidskr., 18, 526—527).
- (1925a). Embryologische und zytologische Studien über *Limnanthes Douglasii* R. Br. (Svensk bot. Tidskr., 19, 133—152).
- (1925b). Embryologische Studien. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllidaceen. (Akad. Abhandl. Uppsala).
- (1927a). Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Anigossanthus* LABILL. (Botan. Notiser, 104—114).
- (1927b). Über die Entwicklung des siebenkernigen Embryosackes bei *Gagea lutea* KER. nebst einigen Bemerkungen über die Reduktionsteilung bei *Gagea minima* KER. (Svensk bot. Tidskr., 21, 344—360).
- STENZEL, G. (1890). Blütenbildungen beim Schneeglöckchen und Samenformen bei der Eiche. (Bibl. Bot., Heft 21).
- STEPHENS, E. L. (1908). A preliminary note on the embryosac of certain Penaeaceae. (Ann. of Bot., 22, 329—330).
- (1909). The embryosac and embryo of certain Penaeaceae. (Ann. of Bot., 23, 363—378, Taf. 25—26).
- (1910a). The embryosac and embryo of *Geissoloma marginata*. (New Phytol., 8, 345—348).
- (1910b). Recent progress in the study of the embryosac of the Angiosperms. (New Phytol., 8).
- STERN, K. (1917). Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. (Flora, 109, 213—282).
- STEVENS, N. E. (1911). Dioecism in the trailing *Arbutus*, with notes on the morphology of the seed. (Bull. Torr. Bot. Club, 38, 531—543).
- (1912a). The morphology of the seed of Buckwheat. (Bot. Gaz., 53, 59—66).
- (1912b). Observations on heterostylous plants. (Bot. Gaz., 53, 277—308, Taf. 21—23).
- (1919). The development of the endosperm in *Vaccinium corymbosum*. (Bull. Torr. bot. Club, 46, 465—468).
- STEVENS, W. C. (1898). The behavior of kinoplasma and nucleolus in the division of the pollen mother cells of *Asclepias Cornuti*. (Kansas Univ. Quart. Ser. A, 7, No. 2).
- STIFFLER, E. G. (1925). Development of embryo sac in *Gasteria*, *Cyrthanthus* and *Veltheimia*. (Bot. Gaz., 79, 207—216, Taf. 14—15).
- STINGL, G. (1907). Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen. (Flora, 97, 308—331).
- STOLT, K. A. H. (1921). Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. (Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar 61, Nr. 14).
- (1927). Über die Embryologie von *Gentiana prostrata* HANK. und die Antipoden der Gentianaceen. (Bot. Notiser, 225—242).
- STOMPS, TH. J. (1910). Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea*. (Diss. Amsterdam).
- (1912). Die Entstehung von *Oenothera gigas* DE VRIES. (B. d. b. G., 30, 406—416).
- STORK, H. E. (1920). Studies in the genus *Taraxacum*. (Bull. Torr. bot. Club, 47, 199—210, Taf. 6—7).
- STOUT, A. B. (1913). The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. (Archiv f. Zellforschung, 9, 114—140, Taf. 11—12).
- STOW, J. (1927). A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum* L. (Jap. Journ. of Bot., 3, 217—238, Taf. 9).
- STRASBURGER, E. (1875). Über Zellbildung und Zellteilung. (Jena).
- (1877). Über Befruchtung und Zellteilung. (Jenaische Zeitschr., 11, 435—536, Taf. 27—35).
- (1878). Über Polyembryonie. (Jenaische Ztschr., 12, 647—670, Taf. 15—19).
- (1879a). Die Angiospermen und die Gymnospermen. (Jena).

- STRASBURGER, E. (1879b). Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. (Bot. Ztg., 37, 265—279, 281—288, Taf. 3).
- (1879c). Über die Ovula der Angiospermen. (Sitzb. d. Jenaisch. Ges. Med. u. Naturw., 68—69).
- (1880a). Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*. (Bot. Ztg., 38, 845—854, 858—868, Taf. 12).
- (1880b). Zellbildung und Zellteilung. (Jena).
- (1882a). Über den Bau und das Wachstum vegetabilischer Zellhäute (Jena).
- (1882b). Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. (Arch. mikr. Anat., 21, 476—590, Taf. 25—27).
- (1884a). Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. (Jena).
- (1884b). Die Endosperm Bildung bei *Daphne*. (B. d. b. G., 2, 112—114).
- (1885). Zu *Santalum* und *Daphne*. (B. d. b. G., 3, 105—113, Taf. 9).
- (1886). Über fremdartige Bestäubung. (Jb. wiss. Bot., 17, 50—98).
- (1888). Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst Anhang über Befruchtung. (Histol. Beitr., 1, Jena).
- (1889). Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. (Histol. Beitr., 2, Jena).
- (1894a). Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgange der Organismen. (Biol. Centralbl., 14, 817—838, 849—866).
- (1894b). The periodic reduction of the number of chromosomes in the life history of living organisms. (Ann. of Bot., 8, 281—316).
- (1895). Karyokinetische Probleme. (Jb. wiss. Bot., 28, 151—204, Taf. 2, 3).
- (1900a). Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. (Bot. Ztg., 58, 2. Abt., 293—316).
- (1900b). Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreiche. (Histol. Beitr., 6, Jena).
- (1901a). Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei *Asclepias*. (B. d. b. G., 19, 450—461, Taf. 24).
- (1901b). Über Befruchtung. (Bot. Ztg., 59, 2. Abt., 358—368).
- (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. (Jb. wiss. Bot., 37, 477—526, Taf. 9—11).
- (1904). Über Reduktionsteilung. (Sitzb. Akad. Berlin, 18, 587—614).
- (1905a). Die Samenanlagen von *Drimys Winteri* und die Endosperm Bildung bei Angiospermen. (Flora, 95, 215—231).
- (1905b). Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. (Jb. wiss. Bot., 41, 88—164, Taf. 1—4).
- (1905c). Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. (Jb. wiss. Bot., 41, 48—50).
- (1906). Über typische und allotypische Kernteilung. (Jb. wiss. Bot., 42, 1—70, Taf. 1).
- (1907). Die Ontogenie der Zelle seit 1875. (Progr. rei bot., 1).
- (1908). Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. (Jb. wiss. Bot., 45, 477—570, Taf. 1—3).
- (1909a). Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung. (Histol. Beitr., 7, Jena).
- (1909b). Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. (Ztschr. f. Bot., 1, 506—525, Taf. 4).
- (1910a). Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei den Urticaceen. (Jb. wiss. Bot., 47, 245—288, Taf. 7—10).
- (1910b). Über geschlechtsbestimmende Ursachen. (Jb. wiss. Bot., 48, 427—520, Taf. 9—10).
- (1910c). Chromosomenzahl. (Flora, 100, 398—446, Taf. 6).
- und MOTTIER (1897). Über den zweiten Teilungsschritt in Pollenmutterzellen. (B. d. b. G., 15, 327—332).
- SUESSENGUTH, K. (1919). Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. (Diss. München; auch Beih. bot. Centralbl., 38, 2. Abt., 1921).
- (1921). Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. (Flora, 119, 313—328).
- (1923). Über die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* HOOK. (B. d. b. G., 41, 16—23).
- (1927). Über die Gattung *Lennoa*. (Flora, 122, 264—305).
- SUGIURA, T. (1925a). Meiosis in *Tropaeolum majus* L. (Bot. Mag. Tokyo, 39, 47—54, Taf. 1).

- SUGIURA, T. (1925 b). On the meiotic Division of Pollen-Mother-Cells of *Polygonum Savatieri* NAKAI. (Bot. Mag. Tokyo, 39, 291—296, Taf. 5).
- (1927). Some observations on the meiosis of the pollen mother cells of *Carica papaya*, *Myrica rubra*, *Aucuba japonica* and *Beta vulgaris*. (Bot. Mag. Tokyo, 41, 218—224, Taf. 6).
- SURFACE, F. M. (1905). Contribution to the history of *Sanguinaria Canadensis*. (Ohio Nat., 6, 379—385).
- SVEDELIUS, N. (1902). Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen. (Bih. t. k. Svenska Vet. Akad. Handl., 28, III, Nr. 4).
- (1904). On the life-history of *Enallagma acoroides*. (Ann. R. Bot. Garden Paradenya, 2, 267—297, 2 Taf.).
- (1910). Om the florala organisationen hos Aracé-släktet *Lagenandra*. (Svensk bot. Tidskr., 4, 225—252).
- (1924). Om reduktionsdelningens plats i växternas utvecklingscykel. (Uppsala Univ. Årsskr., 1).
- SVENSON, H. G. (1922). Embryologien hos *Lycopsis arvensis*. (Svensk bot. Tidskr., 16, 137—138).
- (1923 a). Om endospermet hos *Lappula*. (Svensk bot. Tidskr., 17, 387—388).
- (1923 b). Om *Heliotropium*-gruppens embryologi. (Svensk bot. Tidskr., 17, 388—389).
- (1923 c). Embryologien hos borraginacé-släktena *Echium* och *Onosma*. (Svensk bot. Tidskr., 17, 390).
- (1925). Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen. (Uppsala Univ. Årsskrift, Mat. och Naturvetensk., 2).
- (1926). Zytologische-embryologische Solanazeenstudien. I. Über die Samenentwicklung von *Hyoscyamus niger* L. (Svensk bot. Tidskr., 20, 420—434).
- SWINGLE, L. D. (1908). Embryology of *Myosurus minimus*. (Am. Natur., 42, 582—591).
- SYKES, M. G. (1908). Nuclear division in *Funkia*. (Arch. f. Zellf., 1, 380—398, Taf. 8—9).
- Note on the nuclei of some unisexual plants. (Ann. of Bot., 23, 341).
- TÄCKHOLM, G. (1914). Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von *Lopezia coronata* ANDR. (Svensk bot. Tidskr., 8, 223—234).
- (1915). Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. (Svensk bot. Tidskr., 9, 294—361).
- (1916). Zur Antipodenentwicklung der Compositengattungen *Cosmidium* und *Cosmos*. (Svensk bot. Tidskr., 10, 423—437).
- (1920). On the cytology of the genus *Rosa*. A prel. note. (Svensk bot. Tidskr., 14, 299—311).
- (1923). Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. (Acta horti Bergiani, 7, Nr. 3).
- und SÖDERBERG, E. (1917). Über die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum* nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. (Arkiv f. Bot., 15, Nr. 8).
- (1918). Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. (Svensk bot. Tidskr., 12, 189—201).
- TAHARA, M. (1910). Über die Kernteilung bei *Morus*. (Bot. Mag. Tokyo, 24, 281 bis 289, Taf. 9).
- (1915 a). Cytological studies on *Chrysanthemum*. (Bot. Mag. Tokyo, 29, [92]—[104]; engl. Res. 48—50).
- (1915 b). Parthenogenesis in *Erigeron annuus* PERS. PR. N. [Japanisch]. (Bot. Mag. Tokyo, 29, [245]—[254]).
- (1915 c). The chromosomes of *Papaver*. [Japanisch]. (Bot. Mag. Tokyo, 29, [254]—[257]).
- (1921). Cytologische Untersuchungen an einigen Compositen. (Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, 43, Art. 7, 1—51, 4 Taf.).
- TANGL, E. (1882). Die Kern- und Zellteilungen bei der Bildung des Pollens von *Helianthus annuus*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 45, 65—86).
- TANNERT, P. (1905). Entwicklung und Bau der Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. (Diss. Zürich).
- TASSI, F. (1898 a). Dello sviluppo dell' ovulo e del sacco embrionale nella *Tibouchina holosericea*. (Bollet. Labor. et Orto bot. Siena, 1, 162—165, Taf. 4).
- (1898 b). Le Proteaceae in specie dello *Stenocarpus sinuatus* ENDL. (Studio anatomo-morfologico comparativo). (Bull. Labor. ed Orto bot. Siena, I, Fasc. 2—3).

- TASSI, F. (1900). Sulla struttura dell' ovulo dell' *Hydromystris stolonifera* G. F. W. NEY. (Bull. Labor. ed Orto bot. Siena, 3, 81—88, Taf. 7).
- TAYLOR, W. R. (1920). A morphological and cytological study of reproduction in the genus *Acer*. (Contr. Bot. Labor. Univ. Pennsylvania, 5, 111—138, Taf. 6—11).
- (1921). The embryogeny of *Cyrtanthus parviflorus* BAKER. (Am. Journ. of Bot., 8, 502—506, Taf. 25 und 26).
- THOMAS, E. N. (1900a). On the prescence of vermiforme nuclei in a Dicotyledon. (Ann. of Bot., 14, 318—319).
- (1900b). Double fertilization in a Dicotyledon — *Caltha palustris*. (Ann. of Bot., 14, 527—537, Taf. 30).
- THOMAS, R. H. (1911). Note sur la parthénogénèse chez les plantes. (IV. Conf. int. de Génétique Paris).
- TIEGHEM, PH. v. (1886). Inversion du sucre de Canne par le pollen. (Bull. Soc. bot. France, 33, 216—218).
- (1896a). Sur l'organisation florale des Balanophoracées et sur la place de cette famille dans le sousclasse des Dicotylédones inovulées. (Bull. soc. bot. France, 43, 295—310).
- (1896b). Sur quelques exemples nouveaux de basigamie et sur un cas d'homoeogamie. (Journ. de bot., 10, 245—250).
- (1897). Sur une nouvelle sorte de basigamie. (Journ. Bot. France, 11, 323—326).
- (1898). Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. (Journ. de bot., 12, 197—220).
- (1900). Sur la prothalle femelle des Stigmatées. (Journ. de bot., 14, 100—104).
- (1901a). L'hypostase, sa structure et son rôle constante, sa position et sa forme variables. (Bull. Mus. hist. nat., 7, 412—418).
- (1901b). L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. (Ann. sci. nat., Bot. sér. 8, 14).
- (1907). Sur les Inovulées. (Ann. sci. nat. Bot., 9. Sér., 6, 125—260).
- TILLMANN, O. J. (1906). The embryo sac and embryo of *Cucumis sativus*. (Ohio Natur., 6, 423—430, Taf. 29, 30).
- TISCHLER, G. (1899). Über die Verwandlung der Plasmastränge in Cellulose im Embryosack bei *Pedicularis*. (Schriften physik.-ökon. Ges. Königsberg, 40, 1—18, 2 Taf.).
- (1900). Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. (Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg, 6, 351—380).
- (1903a). Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. (Beih. bot. Centralbl., 15, 408—420).
- (1903b). Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* POIR. (B. d. b. G., 21, 82—89).
- (1906a). Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. (B. d. b. G., 24, 83—96, Taf. 7).
- (1906b). Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. (Jb. wiss. Bot., 42, 545—578, Taf. 15).
- (1907). Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. V. M. (B. d. b. G., 25, 376—383).
- (1908). Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. (Arch. f. Zellforschung, 1, 33—151).
- (1910). Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. (Arch. f. Zellforschung, 5, 622—670, Taf. 30, 31).
- (1913). Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Erfrüchten. (Jb. wiss. Bot., 52, 1—84, Taf. 1—2).
- (1915a). Die Periplasmodienbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monocotylen. (Jb. wiss. Bot., 55, 52—90, Taf. 1).
- (1915b). Chromosomenzahl, -Form und Individualität im Pflanzenreiche. (Progr. rei bot., 5, 164—284).
- (1917). Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosackes von *Lythrum Salicaria*. (B. d. b. G., 35, 233—245).
- (1918a). Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei *Lythrum Salicaria* mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem“. (Flora, 111/112, 162—193, Taf. 3).
- (1918b). Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *Pseudodonax*. (Ber. deutsch. bot. Ges., 36, 549—558).
- (1921/22). Allgemeine Pflanzenkaryologie. (Handbuch der Pflanzenanatomie, LINGGEBER 2. Berlin).

- TISCHLER, G. (1925). Die cytologischen Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. (Bibliographia Genetica, 1, 39—68).
- (1927a). Chromosomenstudien bei *Ribes Gordonianum* und seinen Eltern. (Planta, 4, 617—650).
- (1927b). Investigations concerning the causation of gametic sterility. (Mem. Horticulture Soc. New York, 3, 9—13).
- TISON, A. (1919). Sur le suspenseur du *Trapa natans* L. (Rev. gén. Bot., 31, 219—228, 1 Taf.).
- TIWARY, N. K. (1925). A preliminary note on the structure of the embryosac and the origin of embryos in *Eugenia Jambolana*. (Bot. Sec.; Indian Science Congr., Benares). [Nicht gesehen].
- (1926a). Development of the embryosac of *Eugenia Jambolana*. (Bot. Sec., Indian Science Congr., Bombay).
- (1926b). On the occurrence of Polyembryony in the genus *Eugenia*. (Journ. Indian Botan. Soc., 5, 124—136).
- TOGNINI, F. (1900). Sull' embriologia di alcune Solanaceae di appunti lasciati. (Atti Ist. bot. Pavia, N. S., 6, 109—122, Taf. 4—6).
- TOKUGAWA, Y. (1914). Zur Physiologie des Pollens. (Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 35, 8).
- TOMASCHEK, A. (1889). Über die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von *Colchicum autumnale* L. (Bot. Centralbl., 39, 1—6).
- TOURNOIS, J. (1911). Formations d'embryons chez le Houblon par l'action du pollen du Chanvre. (C. R. Acad. Paris, 153, 1160—1162).
- (1914). Études sur la sexualité du Houblon. (Ann. sci. nat. Bot., ser. 9, 19, 49—191, Taf. 6—10).
- TOWNSEND, CH. O. (1897). Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. (Jb. wiss. Bot., 30, 484—510, Taf. 20—21).
- TRELEASE, W. (1916). Two new terms, Cormophytaster and Xenophyte axiomatically fundamental in botany. (Proc. Am. Phil. Soc., 53, 3).
- TRETJAKOW, S. (1895). Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum*. (B. d. b. G., 13, 13—17, Taf. 2).
- TREUB, M. (1879). Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. (Verh. k. Akad. Amsterdam, Natuurk., 19, 1—50, 8 Taf.).
- (1882). De kiemontwikkeling der Burmanniaceen. Proces Verbaal van de gewone vergaderingen der k. Acad. van Wetensch., afh. Natuurk.).
- (1883a). Observations sur les Loranthacées. 3. *Viscum articulatum*. (Ann. Jard. Buitenzorg, 3, 1—12, Taf. 1, 2).
- (1883b). Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 1. *Peristylus grandis*. 2. *Avicennia officinalis*. (Ann. Jard. Buitenzorg, 3, 77—87, Taf. 13—15).
- (1883c). Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 3. *Gonyanthes candida*, *Burmannia javanica*. 4. L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. (Ann. Jard. Buitenzorg, 3, 120—127, Taf. 18—19).
- (1884). Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 5. L'embryon du *Barringtonia Vriesii* T. et B. (Ann. Jard. Buitenzorg, 4, 101—106, Taf. 8).
- (1885). Observations sur les Loranthacées. 1. Développement dans les sacs embryonnaires dans le *Loranthus sphaerocarpus*. 2. Embryogénie du *Loranthus sphaerocarpus*. (Ann. Jard. Buitenzorg, II, 54—76, Taf. 8—15).
- (1891). Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. (Ann. Jard. Buitenzorg, 10, 145—231, Taf. 12—32).
- (1898). L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 15, 1—25, Taf. 1—8).
- (1902). L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* VAHL. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 18, 124—154, Taf. 16—25).
- (1906). L'apogamie d'*Elatostema acuminatum*. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 2, ser. 5, 141—152, Taf. 4—11).
- (1911). Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes. Nouvelle série de recherches. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 24, 1—17, Taf. 1—5).
- und MELLINK, J. (1880). Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. (Arch. Néerland. 15, 432—457, Taf. 9, 10).
- TSCHERNOYAROW, M. (1915). Les nouvelles données dans l'embryologie du *Myosurus minimus* L. (Mém. Soc. Nat. Kiev, 24, 95—170).
- (1926). Befruchtungserscheinungen bei *Myosurus minimus*. (Öst. bot. Ztschr., 75, 197—206, Taf. 5).

- TSCHIRCH, A. (1919). Die tela conductrix (Autorreferat). (Mitteilung. nat. Ges. Bern, LII—LIII).
- TSCHISTIAKOFF, J. (1875). Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Bot. Ztg., 33, 1—8, 17—26, 33—38, 81—87, 97—103, Taf. 1).
- (1876). Beiträge zur Theorie der Pflanzenzelle. II. Serie. Entwicklung des Pollens. 1. Aufsatz. Über die Entwicklungsgeschichte des Pollens bei *Epilobium angustifolium*. (Jb. wiss. Bot., 10, 7—48, Taf. 1—5).
- TULASNE, L. R. (1849). Etudes d'embryogénie végétale. (Ann. sci. nat., 12, Taf. 3—7).
- (1855). Nouvelles études d'embryogénie végétale. (Ann. sci. nat. Bot., 4. sér., 3, 65—74, Taf. 7—18).
- UBISCH, G. v. (1927). Zur Entwicklungsgeschichte der Antheren. (Planta, 3, 490—495).
- UMIKER, O. (1920). Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis* RICH. (Diss. Zürich).
- USTERI, A. (1907). Studien über *Carica Papaya* L. (B. d. b. G., 25, 485—495).
- VANDENDRIES, R. (1909). Contribution à l'étude du développement des Crucifères I. (Cellule, 25, 2, 412—459).
- (1912). Contribution à l'étude du développement des Crucifères II. L'archesporium dans le genre Cardamine. (Cellule, 28, 215—225, 1 Taf.).
- VELSER, J. (1913). Zur Entwicklungsgeschichte von *Akebia quinata* DEC. (Diss. Bonn).
- VERMOESEN, C. (1911). Contribution à l'étude de l'ovule, du sac embryonnaire et de la fécondation dans les Angiospermes. (Cellule, 27, 113—162, 2 Taf.).
- VESQUE, J. (1878). Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. sci. nat. bot. Sér. 6, 6, 237—285).
- (1879 a). Nouvelles recherches sur le développement des phanérogames angiospermes. (Ann. sci. nat. bot. Sér. 6, 8, 261—390).
- (1879 b). Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen. (Bot. Ztg., 37, 505—509).
- VILCINS, M. und ABELE, K. (1927). On the development of pollen and embryosac of *Papaver Rhoeas*. (Acta horti bot. Univ. Latviensis, 2, 125—130).
- VOIGT, A. (1888). Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminierendem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristicaceen und Anonaceen. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 7, 150—190, Taf. 20—22).
- VRIES, H. DE (1899). Sur la fécondation hybride de l'albumen. (C. R. Acad. Paris, 129, 973—975).
- (1901). Sur la fécondation hybride de l'endosperm chez le maïs. (Rev. gen. Bot., 12, 129—137, Taf. 15).
- WAGNER, N. (1917). Sur les chondriosomes et les plastides pendant la formation du pollen chez *Veratrum album* L. var. *Lobelianum* BERNH. (Mém. soc. natural. Kiev, 25, Nr. 2, 1—26, 2 Taf. — Russ. mit franz. Zusammenf.).
- (1927). Evolution du chondriome pendant la formation des grains du pollen chez les angiospermes. (Biologia generalis, 3, 15—66, Taf. 1, 2).
- WALDERDORFF, M. (1924). Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmyzelien. (Bot. Arch., herausg. von MEZ, 6, 84—110).
- WALLER, A. E. (1917). Xenia and other influences following fertilization. (Ohio Journ. of Sci., 17, 273—284).
- WARD, H. M. (1880 a). On the embryo sac and development of *Gymnadenia conopsea*. (Quat. Journ. microscop. Sci. London N. S., 20, 1—18, Taf. 1—3).
- (1880 b). A contribution to our knowledge of the embryosac in Angiospermes. (Journ. Linn. Soc. London, Bot., 17, 519—546, Taf. 17—25).
- WARMING, E. (1873). Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. (Bot. Abh. herausg. von HANSTEIN, 2, 1—90, 6 Taf.).
- (1878). De l'ovule. (Ann. sci. nat. Bot. sér. 6, 5, 177—266, Taf. 7—13).
- (1882). Familien Podostemaceae Studier. II. Afh. IV. Fruktifikationsorganerne hos *Podostemon Ceratophyllum* MICHX., *Mniopsis Weddelliana* TUL. og *Glaziouiana* WARMING, *Dicraea elongata* TUL. og *algaeformis* BEDD., og *Castelnavia princeps* TUL. et WEDD. (Vidensk. Selsk. Skrifter, 6. Række, naturvidesk. og math. Afd. II. 3, Kjöbenhavn, 56—88, Taf. 7—15).
- (1883). Tropische Fragmente. II. *Rhizophora Mangle* L. (Englers bot. Jb., 4, 519—548).
- (1913). Observations sur la valeur systématique de l'ovule. (Minderkr. f. JAPETUS STEENSTRUP, Kjöbenhavn).
- WARTH, G. (1923). Über Fuchsen mit verschieden gestalteten Pollen und verschiedener Chromosomenzahl. (B. d. b. G., 41, 282—285).
- (1925). Zytologische, histologische und stammesgeschichtliche Fragen aus der Gattung *Fuchsia*. (Ztschr. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 38, 201—257).

- WEATHERWAX, P. (1916). Morphology of the flowers of *Zea Mays*. (Bull. Torr. bot. Club., 43, 127—144, Taf. 5—6).
- (1917). The development of the spikelets of *Zea Mays*. (Bull. Torr. bot. Club., 44, 483—496).
- (1919). Gametogenesis and fecondation in *Zea Mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm. (Bull. Torr. bot. Club., 46, 73—90, Taf. 6—7).
- (1926). Persistence of the antipodal tissue in the development of the seed of maize. (Bull. Torr. bot. Club., 53, 381—384).
- WEBB, J. E. (1902). A morphological study of the flower and embryo of *Spiraea*. (Bot. Gaz., 33, 451—460).
- WEBBER, H. J. (1900). Xenia, or the immediate effect of pollen in maize. (Bull. 22, U. S. Dept. of Agric. Div. Veg. Path. a. Phys.).
- WEPELSCHIED, G. (1911). Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dicotylen Angiospermen. (Diss. Bonn).
- WEINSTEIN, A. J. (1926). Cytological studies on *Phaseolus vulgaris*. (Amer. Journ. of Bot., 13, 1926, 248—263, Taf. 16—19).
- WEINZIEHER, S. (1914). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. (Flora, 106, 393—432, Taf. 6—7).
- WEIR, J. R. (1914). The polyembryony of *Razoumofskyia* species. (Phytopathology, 4, 385—386).
- WELLINGTON, R. (1913). Natural and artificial parthenogenesis in the genus *Nicotiana*. (Amer. Natur., 47, 279—306).
- WELSFORD, E. J. (1914). The genesis of the male nuclei in *Lilium*. (Ann. of Bot., 28, 265—270, Taf. 16—17).
- WENIGER, W. (1917). Development of embryosac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens*. (Bot. Gaz., 63, 266—281, Taf. 14—16).
- (1918). Fertilization in *Lilium*. (Bot. Gaz., 66, 259—268, Taf. 11—13).
- WENT, F. A. F. C. (1887a). Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. (B. d. b. G., 5, 247—258, Taf. 11).
- (1897b). Étude sur la forme du sac embryonnaire des Rosacées. (Ann. sc. nat. 7. Sér. Bot., 6, 331—341, Taf. 13).
- (1888). Die Vermehrung der Vakuolen durch Teilung. (Jb. wiss. Bot., 19, 295—356, Taf. 7—9).
- (1909). The development of the ovule, embryosac and egg in Podostemaceae. (Rec. trav. bot. Néerl., 5, 1—16, Taf. 1).
- (1910). Untersuchungen über Podostemaceen. (Verh. k. Akad. Wetensch. Amsterdam, 2. Sect., 16, No. 1).
- (1912). Untersuchungen über Podostemaceen II. (Verh. k. Akad. Wetensch. Amsterdam, 2. Sect., 17, No. 2).
- (1926). Untersuchungen über Podostemaceen III. (Verh. k. Akad. Wetensch. Amsterdam, 2. Sect., 25, No. 1).
- and BLAAUW, A. H. (1906). A case of apogamy with *Dasylirion acrotrichum* ZUCC. (Rec. trav. Néerl., 2, 223—234, Taf. 5).
- WERNER, E. (1915). Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. (Beih. bot. Centralbl., 33, I, 1—11).
- WESTERMAIER, M. (1876). Die ersten Zellteilungen im Embryo von *Capsella bursa pastoris*. (Flora, 59, 483—491, 499—507, 515—520).
- (1890). Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. (Nova acta Leop. Carol. Akad. Naturf., 17).
- (1897a). Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. (Beitr. wiss. Bot., herausg. v. FÜNFSTÜCK, 1, 255—280, 2 Taf.).
- (1897b). Berichtigung zu meiner Arbeit: „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe“. (B. d. b. G., 14, 33—35).
- (1898). Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipodenzellen. (B. d. b. G., 16, 214—216).
- WETTSTEIN, R. v. (1906). Der Ursprung des Pollenschlauches. V. M. (Naturw. Rundschau, 21, 511—513).
- (1924). Handbuch der systematischen Botanik, 3 Aufl. (Leipzig und Wien).
- (1925). Fakultative Parthenogenesis bei Hopfen (*Humulus lupulus*). (Flora, 118, 119, GOEBEL-Festschr., 600—604).
- WETZEL, G. (1927). Chromosomenzahl bei den Fagales. V. M. (Ber. d. b. G., 45, 251—252).
- WIEGAND, K. M. (1898). Notes on the embryology of *Potamogeton*. (Bot. Gaz., 25, 116—117).

- WIEGAND, K. M. (1899). The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. (Bot. Gaz., 28, 328—359, Taf. 24, 25).
- (1900). The development of the embryo-sac in some Monocotyledonous plants. (Bot. Gaz., 30, 25—47, Taf. 6—7).
- WILLE, N. (1882). Om Kimens udviklingshistorie hos *Ruppia rostellata* og *Zanichellia palustris*. (Vidensk. Meddelels. fra d. naturh. Forening Kjöbenhavn, 1—14, Taf. 1, 2).
- (1896). Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. (Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl. No. 5).
- WIMMEL, Th. (1850). Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens. (Bot. Ztg., 8, 225—235, 241—248, 289—294, 313—320, Taf. 5).
- WINGE, O. (1914a). Oogenesis hos *Senecio*. (Bot. Tidskr., 33, 245—248).
- (1914b). The pollination and fertilization processes in *Humulus lupulus* L. and *H. Japonicus* SIEB. et ZUCC. (C. R. trav. Labor. Carlsberg, 11, 1).
- (1917). The chromosomes. Their numbers and general importance. (C. R. trav. Labor. Carlsberg, 13, 2, 133—275).
- (1923). On sex chromosomes, sex determination, and preponderance of females in some dioecious plants. (C. R. trav. Labor. Carlsberg, 15, No. 5).
- (1925). Contribution to the knowledge of chromosome numbers in plants. (Cellule, 35, 303—324, 2 Taf.).
- (1926). Das Problem der JORDAN-ROSENSCHEN *Erophila*-Kleinarten. (COHNs Beitr. Biol. Pfl., 14, 313—334).
- WINKLER, H. (1904). Die Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY. (B. d. b. G., 22, 573—580).
- (1906). Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica*. (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg., 2 sér., 5, 208—276, Taf. 20—23).
- (1908). Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. (Progr. rei bot., 2, 293—454).
- (1913). Apogamie und Parthenogenesis. (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 4, 265—276).
- (1920). Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. (Jena, 1920).
- WIRZ, H. (1910). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila spec.* und von *Epirrhanthes elongata* BL. (Flora, 101, 395—446).
- WISSELINGH, C. VAN (1918—1924). Bijdragen tot de kennis van de zaadhuid. 1.—16. bijdrage. (Pharmaceutisch Weekblad, 1918—1924).
- WOLPERT, G. (1910). Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Alnus alnobetula* und *Betula*. (Flora, 100, 36—67, Taf. 1).
- WOODBURN, W. L. (1911). Development of the embryo-sac and endosperm in some seedless Persimmons. (Bull. Torr. bot. Club, 38, 379—384, Taf. 16).
- WOODCOCK, E. F. (1914). Observations on the development and germination of the seed in certain Polygonaceae. (Am. Journ. Bot., 1, 454—476, Taf. 45—48).
- (1925). Observations on the morphology of the seed in *Phytolacca*. (Papers Michigan Acad. Sci. Arts Lett., 4, part. 1).
- (1926). Morphology of the seed in *Claytonia virginiana*. (Papers Michigan Acad., 5, 195—199).
- WOODROOF, J. G. and WOODROOF, N. C. (1927). The development of the Pecan Nut (*Hicoria Pecan*) from flower to maturity. (Journ. of Agric. Research, 34, 1049—1063).
- WOOLERY, R. (1915). Meiotic divisions in the microspore mother-cells of *Smilacina racemosa* (L.) DESF. (Ann. of Bot., 29, 471—482, Taf. 22).
- WORSDELL, W. C. (1897). On the development of the ovule of *Christisonia*, a genus of the Orobanchaceae. (Journ. Linn. Soc., 31, 576—584, Taf. 20—22).
- W. (ORSDELL, W. C.) (1903). The phenomena of „double fertilization“ in Angiosperms: an historical sketch. (New Phytol., 2, 145—155).
- WÓYCICKI, Z. (1907a). Die Kerne in den Zellen des Suspensorfortsatzes bei *Tropaeolum maius*. (Bull. Acad. sci. Cracovie, math.-nat. Cl., 550—556, Taf. 19).
- (1907b). Über den Bau des Embryosackes bei *Tropaeolum maius*. (Bull. Acad. sci. Cracovie, math.-nat. Cl., 557—570, Taf. 20).
- (1911a). Zur Frage der Entstehung der Pollenhaut bei *Malva silvestris* L. (B. d. b. G., 29, 636—646, Taf. 23—24).
- (1911b). Krancosse facy rowojowe pytku ce *Yucca recurva* SLSEB. — Die Endphasen der Pollenentwicklung bei *Yucca recurva* SLSEB. (C. R. Soc. scient. Varsovie, 4, 17—22).

- WÓYCICKI, Z. (1911 c). W sprawie wzrostu opon pylkowych u *Ślazu leśnego* (*Malva silvestris* L.). — Zur Frage der Entstehung der Pollenhaut bei *Malva silvestris* L. (Sitzb. Ges. Wiss. Warschau, 401—411).
- (1912). O utworach „mitochondrialnych“ w gonotokontach i gonach pyłku u *Malva silvestris* L. — Über die mitochondrienähnlichen Gebilde in den Gonotokonten und Gonen bei *Malva silvestris* L. (Sitzb. Ges. Wiss. Warschau, 167—182, Taf. 1—2).
- (1913). O zagiegach skrobi i szczawianow wapnia w organach kwiatowych io zmianach, zachodzących przy krztalowaniu się owoców i nasion ślazu leśnego (*Malva silvestris* L.). — Über die Verbreitung der Stärke und Calciumoxalats in den Blütenorganen und über die Veränderungen während Frucht- und Samenbildung bei *Malva silvestris* L. (Kosmos, Lwów, 38, 1244—1261).
- (1917). Z badań nad Malwowatemi. — Recherches sur les Malvacées. (Trav. soc. sci. Varsovie). [Nicht gesehen].
- (1922). Kilka szczegółów, dotyczących budowy woreczka zalazkowego i zarodka u *Malva silvestris* L. i *Malva rotundifolia* L. — Quelques détails sur la structure du sac embryonnaire et le développement de l'embryon chez *M. s.* et *M. r.* (Sonderabdruck aus Kosmos).
- (1926). Grains de pollen, tubes polliniques et spermatogenèse chez *Haemanthus Katharinæ* L. J. (Bull. intern. acad. Polon. sci. et lettr., 177—188, 535—557, Taf. 5, 11—14).
- WURDINGER, M. (1910). Bau und Entwicklung des Embryosackes von *Euphrasia Rostkoviana*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., 85).
- WYLIE, R. B. (1904). The morphology of *Elodea canadensis*. (Bot. Gaz., 37, 1—22, Taf. 1—4).
- (1923). Spermes of *Vallisneria spiralis*. (Bot. Gaz., 75, 191—202, Taf. 8—10).
- and YOCOM, A. E. (1923). The endosperm of *Utricularia*. (University of Iowa Studies in Nat. Hist., 10, No. 2).
- YAMAHA, G. (1926). Über die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung, zugleich weitere Belege zur Kenntnis der Zytokinese im Pflanzenreiche. (Jap. Journ. of Bot. III, 139—162, Taf. 4—6).
- YAMANOUCHI, S. (1901). Einige Beobachtungen über Centrosomen in Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum*. (Beih. bot. Centralbl., 10, 301—304, 1 Taf.).
- YASUI, K. (1915). Studies of *Diospyros Kaki* I. (Bot. Gaz., 60, 362—373, Taf. 12—13).
- (1921). On the behavior of chromosomes in the meiotic phases of some artificially raised *Papaver hybrids*. (Bot. Mag. Tokyo, 35, 154—165).
- YORK, H. (1904). The embryosac and embryo of *Nelumbo*. (Ohio Natur., 4, 167—176).
- YORK, H. H. (1913). The origin and development of the embryosac and embryo of *Dendrophthora opuntiioides* and *D. gracile* I, II. (Bot. Gaz., 56, 89—111, 200—216, Taf. 5—7).
- YOUNG, W. J. (1905). The embryology of *Melilotus albus*. (Proceed. Indiana Acad. Sci., 133—141, 3 Taf.).
- (1922). Potato ovules with two embryo sacs. (Am. Journ. of Bot., 9, 213—214).
- (1923). The formation and degeneration of germ cells in the potato. (Am. Journ. of Bot., 10, 325—335, Taf. 25—27).
- ZACHARIAS, E. (1888). Über Kern- und Zellteilung. (Bot. Ztg., 46, 33—40, 51—62, Taf. 2).
- ZALEWSKI, A., (1882). Über die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen einiger Liliaceen. (Bot. Ztg., 40, 467—480).
- ZIEGENSPECK, H. (1926). Über Amyloidfenster in den Narbenpapillen des *Alopecurus* und *Phleum*. (B. d. b. G., 44, 561—563).
- (1927). Die systematische Bedeutung der Haploid-Generationen verglichen mit den Ergebnissen der Sero-Diagnostik. (Bot. Arch. herausg. v. MEZ, 17, 212—312).
- ZIEGLER, A. (1925). Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. (Bot. Arch. herausg. v. MEZ, 9, 398—467).
- ZIMMERMANN, A. (1893). Über das Verhalten des Nucleolus während der Karyokinese. (Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle herausg. v. A. ZIMMERMANN, Bd. II, Heft 1).
- ZINGER, N. (1898). Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen der Cannabineen. (Flora, 85, 189—292, Taf. 6—10).

Autoren-Register

- A**bele 47, 76, 209, 211, 219
 Acqua 268
 Afzelius 7, 67, 88, 91, 98
 bis 102, 107, 112, 118,
 115, 116, 124, 153—155,
 157, 159, 160, 163, 166,
 171, 175, 176, 237—239,
 242, 243, 249, 276, 380,
 337, 356, 382—384, 437,
 449, 475
 Albanese 56, 81, 116, 290
 Alden 7, 89, 239, 260
 Allen 8
 Amici 268
 Andersen 242, 384, 524
 Anderson 86, 151, 233, 317,
 380, 394
 Andrews 14, 23, 79, 80,
 97, 117, 144, 146, 222,
 223
 Angremond, d' 12, 91, 157,
 242, 446, 550, 552, 553
 Arcangeli 79, 280, 424
 Areschoug 352
 Armand 87, 112, 152, 236,
 267, 269, 394
 Armour 76, 108, 141, 219
 Arnoldi 142, 190, 221, 373
 Artopoeus 369
 Artschwager 77, 141, 220,
 373, 582
 Asplund 3, 36, 45, 53, 69,
 70, 85—87, 97, 116, 123
 bis 125, 134, 137, 139,
 152, 163, 217, 235, 280,
 283, 318, 323, 337, 338,
 340, 381, 450
 Atkinson 9, 260, 262
 Ayres 88, 237

Balicka-Iwanowska 151, 152,
 379, 380, 382
 Ballantine 76, 219
 Bally 498, 520
 Bannier 79, 146, 223, 374,
 487
 Baranetzky 11, 16, 24, 25,
 28
 Baranow 8, 47, 91, 98, 102,
 149, 157, 161, 171, 175,
 229, 239, 241, 243
 Baranow u. Poddubnaja 241
 Barnes 152, 281
 Bary, de 144
 Bauch 91, 158
 Beer 24, 26, 42, 51, 269
 Beghtel 84, 111, 149, 230
 Behrens 279, 280, 284
 Belajeff 554
 Belling 12, 532
 Benson 74, 75, 108, 128,
 140, 162, 218, 269, 272,
 273, 277, 294, 295, 358
 Benson, Sanday u. Berridge
 140, 294, 295, 305, 372,
 575
 Berg 56, 59, 165
 Berghs 9
 Berlese 84, 104, 149, 229,
 377, 430
 Bernard 78, 86, 89, 107,
 144, 151, 171, 222, 233,
 239, 319, 379, 380, 394,
 528
 Bernard und Ernst s. unter
 Ernst und Bernard
 Berridge 577
 Biermann 497
 Billings 58, 83, 86, 90, 148
 bis 152, 156, 159, 229,
 241, 269, 295, 355, 361,
 370, 376—378, 380—383,
 394
 Biourge 51, 263, 446
 Birge 241, 383
 Bitter 454, 503
 Blackburn u. Harrison 446,
 478, 494, 544
 Blackmann 454
 Blackmann u. Welsford 300,
 301, 306, 307
 Blakeslee u. Belling 459, 501
 Bleier 24
 Bley 227
 Bliss 80, 100, 110, 146, 223,
 310, 323, 374
 Bobiloff-Preisser 263—265,
 270
 Böös 81, 461, 489—491, 537
 Bohn 142, 221
 Bonnet 32, 38
 Bonnier 566
 Borgenstam 446
 Brandt 240, 260
 Braun 120, 477, 485—488,
 495—499, 502, 520, 522,
 523, 525
 Bremer 81, 98, 108, 147,
 224, 375, 446
 Brenchley 275, 392
 Brenner 10, 47, 90, 101,
 121, 156, 241, 261, 350,
 383
 Bretzler 109, 142, 221, 274
 Briosi u. Tognini 75, 372
 Brokschmidt 150, 231
 Brough 51, 85, 119, 137,
 150, 161, 231, 378, 393,
 585
 Brouwer 142, 221, 486
 Brown, M. M. 82, 104, 147,
 226, 376, 403, 435
 Brown W. H. 76, 91, 100,
 157, 209, 211, 218, 219,
 243, 312, 572
 Brown u. Sharp 91, 105, 113,
 176, 242, 243, 249
 Brunotte 440
 Bruyne 336, 376
 Buchet u. Gatin 517
 Buchholtz 279
 Buchholtz u. Blakeslee 272
 Burns 153, 371, 382
 Burr 88, 155, 238, 382, 432
 Buscalioni 151, 232, 323,
 329, 330, 366, 371, 379,
 381, 394

Caldwell 13, 38, 91, 158,
 244
 Camerarius 547
 Cammerloher 287
 Campbell 7, 37, 38, 48, 70,
 88, 91, 99, 112, 113, 155,
 158, 159, 194, 197, 211,
 238, 243, 244, 252, 337,
 344, 372, 382—384, 421,
 427, 432, 570
 Campin 25
 Cannon 2, 24, 91, 118, 157,
 183, 242, 384, 446, 448
 Cappalletti 174
 Capus 282, 284

- Carano 25, 38, 77, 79, 87,
 88, 99, 101, 107, 109,
 112, 114, 116, 124, 129,
 142, 153, 159, 160, 163,
 166, 194, 204, 205, 213,
 217, 221, 236, 237, 355,
 373, 382, 395, 397, 404,
 485, 503, 504, 573
 Cardiff 257
 Carroll 3, 84, 149, 229,
 298, 377
 Castetter 21, 24—26
 Cattorini 89, 239
 Cavara 80, 107, 177, 224,
 375, 477, 488
 Čelakowsky 563
 Chamberlain 8, 44, 47, 48,
 60, 75, 129, 137, 138,
 140, 163, 166, 167, 218,
 254—256, 259, 294, 372,
 503, 504, 573
 Chauveaud 502
 Cheesman 228
 Chiarugi 80, 87, 96, 97,
 100, 110, 122, 124, 135,
 137, 138, 146, 167, 177,
 180, 187—189, 221, 223,
 229, 236—238, 244, 298,
 299, 305, 308, 318, 329,
 374, 375, 395, 397, 410,
 445, 457, 460, 508, 509,
 528, 543, 570, 571, 573,
 583
 Chirtoiu 85, 150, 231, 500
 Chodat 73, 81, 91, 108, 144,
 148, 161, 177, 222, 224,
 242, 308, 312, 424
 Chodat u. Bernard 76, 141,
 202, 373, 484
 Church 90, 156, 240, 383
 Clark, L. 144
 Clausen, J. 446
 Clausen, P. 582
 Clausen u. Mann 459, 500
 Claussen 245, 248, 557
 Cleland 24
 Cohen-Stuart 80, 107, 147, 224
 Cohn 141, 373, 433
 Coker 89, 98, 240, 383
 Collins 523
 Collins u. Kempton 492
 Collins u. Mann 445
 Compton 77, 476
 Conrad 75, 137, 140, 218,
 273, 295, 358, 372
 Cook 53, 77, 79, 82, 85, 86,
 110, 142, 144, 146, 147,
 151, 155, 220, 222, 226,
 232, 233, 269, 299, 344,
 348, 373, 374, 376, 379,
 380, 382, 414, 415, 421,
 432, 433, 476, 487, 495,
 496, 498
 Cooke u. Shively 124, 394,
 424
 Correns 279, 304
 Corry 15
 Coulon 91, 384, 523
 Coulter 3, 15, 78, 124, 144,
 156, 222, 239, 248, 322,
 576, 578
 Coulter u. Chamberlain 2,
 39, 47, 48, 84, 89, 100,
 134, 140, 230, 240, 258,
 259, 265, 325, 389, 390,
 398, 558
 Coulter, Chamberlain und
 Schaffner 48, 124, 383
 Coulter u. Rose 269
 Crane u. Darlington 586
 Cunningham 372, 478
 Dahlgren 36, 47, 58, 62, 64,
 77, 84—87, 92, 97, 98,
 104, 112, 116, 125, 141,
 142, 145, 149—153, 159,
 160, 166, 177, 183, 202,
 203, 207, 208, 219, 220,
 230, 231, 234—238, 243,
 254—262, 264—266, 274,
 275, 279, 281, 282, 285,
 288, 300, 308, 310, 316,
 318, 321, 322, 325, 334,
 335, 337, 339, 342, 355,
 361, 372—375, 377—382,
 387, 389, 392, 430, 432,
 499, 557, 573, 584
 Dalmer 279, 284, 285
 Dangeard 559
 Dastur 78, 144, 222, 395
 Davis 106, 107, 227
 Day 454, 487
 Decrock 231
 Denham 24
 Derschau, von 296, 316, 560,
 574
 Dessiatoff 213, 221, 571
 Dickson 376, 440
 Dietz 92
 Digby 8, 16, 25, 26
 Dingler 492
 Dixon 8, 89, 239, 329, 383
 Dodel 156, 314, 316, 476,
 560
 Doll 152, 338, 381, 382, 586
 Donati 77, 142, 213, 221
 Dop 15, 16, 33, 57, 86, 97,
 104, 151, 152, 234, 305,
 368, 371, 379, 381
 Dorsey 4, 24, 33, 47, 172,
 173, 257, 448, 452
 Drude 58, 129
 Ducamp 57, 62, 84, 99, 104,
 108, 111, 117, 149, 229,
 377, 404
 Dudgeon 76, 141, 219, 373,
 484
 Duggar 13, 38, 47, 86, 151,
 233, 262
 Dumée 423, 437
 Dunn 144
 Duthie 525
 East 500
 Edwards 76, 141, 219, 342,
 372, 427
 Eghis 501
 Eichinger 87, 374, 375, 381,
 433, 469, 524
 Eichler 298, 306, 322, 382,
 548
 Ekstrand 16, 86, 178, 233
 Elfving 40, 43, 268, 269,
 277
 Elkins 9
 Elmore 155, 519
 Elst, van der 56, 81, 147,
 224, 290
 Emerson 321
 Endriss 78, 144, 222, 374,
 424
 Engler 1, 3, 48, 93
 Ensign 497
 Ernst, A. 487
 Ernst, Alfred 76, 82, 89, 90,
 112, 124, 130, 137, 138,
 141, 155, 156, 161, 167,
 183, 194, 206, 212, 213,
 219, 227, 239, 240, 245,
 246, 248, 249, 275, 277,
 301, 305, 309, 310, 325,
 332, 337, 342, 373, 376,
 383, 425, 428, 450, 451,
 453, 455, 456, 461—464,
 466, 473—477, 481—485,
 491, 494, 496, 501, 517,
 520, 523, 531—539, 543,
 544, 552, 553, 560, 561,
 572, 573
 Ernst, Alfred u. Bernard 90,
 98, 102, 127, 156, 241,
 252, 297, 302, 323, 349,
 350, 371, 383, 424, 425,
 459, 463, 464, 470, 522,
 523, 561
 Ernst, Alfred u. Schmid 14,
 32, 44, 54, 66, 78, 102,
 103, 144, 176, 222, 278,
 374, 391, 392, 424
 Evans 85, 111, 232, 379,
 501
 Faber, von 87, 107, 111,
 118, 128, 152, 235, 275,
 278, 298, 300, 309, 381,
 452, 502, 548
 Familler 217, 235, 450
 Famintzin 398, 402, 421

- Farmer 8
 Farmer u. Moore 8
 Farr, C. H. 10, 14, 15, 19
 bis 26, 28
 Farr, W. K. 25
 Farrel 240
 Federley 536
 Ferguson M. C. 89, 586
 Ferraris 90, 187, 156, 241,
 388
 Figdor 86, 132, 501
 Fink 76, 141, 219, 313, 373
 Finn 45—47, 267, 280, 300
 Fischer, A. 61, 77, 80, 82,
 88, 90, 91, 97, 100, 102,
 103, 110, 127, 129, 141,
 142, 146, 147, 155—157,
 220, 223—225, 238, 241,
 242, 384, 477
 Fischer, H. 49, 51, 269
 Fisher 76, 141, 209—211,
 218, 219, 316, 323, 337,
 372, 475
 Folsom 8, 89, 155, 239, 240,
 285, 383
 Forenbacher 81, 147, 225,
 492
 Francini 152, 234, 381, 502
 Fraser 24
 Fraser u. Snell 40
 Friemann 40, 41
 Fries 240, 383
 Frisendahl 41, 80, 125, 137,
 138, 146, 203, 204, 206,
 223, 266, 269, 296, 300,
 313, 330, 374, 574, 583,
 585
 Fruhwirth 500
 Frye 15, 78, 86, 108, 111,
 128, 135, 140, 152, 217,
 234, 294, 295, 316, 322,
 331, 332, 358, 372, 381
 Frye u. Blodgett 3, 15, 18,
 29, 86, 111, 152, 234
 Fuchs u. Ziegenspeck 585
 Fullmer 7, 44, 446
 Furlani 68, 89, 108, 392

 Gärtner 441, 442, 500
 Gäumann 56, 80, 81, 110,
 147, 224, 290, 375, 433
 Gager 15, 269
 Gagnepain 451
 Gaines u. Aase 448, 459,
 524
 Gard 453
 Gates 25—27, 36, 446, 496
 Gates u. Rees 4, 26, 32, 36
 Gatin 524, 526
 Geerts 82, 106, 189, 227,
 267, 286, 308, 376
 Giard 491
 Gibbs 77, 142, 220, 326,
 373, 430, 475
 Gibelli u. Ferrero 82, 148,
 227
 Giger 87, 104, 152, 235,
 381
 Giltay 304
 Glišić 55, 64, 86, 151,
 233, 317, 340, 345, 363,
 364, 366, 380, 394, 403,
 585
 Goebel 13, 18, 28, 32, 49,
 52, 53, 56, 62, 64, 90,
 168, 269, 336, 353, 423,
 488, 522, 528
 Goebel u. Suessenguth 59,
 156, 241, 267, 383
 Goldflus 63, 153, 155, 168,
 356
 Golinski 12, 47, 91, 157,
 242, 384
 Goldschmidt 474, 475
 Goodspeed 448, 500
 Gow 13, 91, 107, 113, 158,
 193, 244, 384, 428
 Graf 54, 60, 75, 108,
 129, 140, 218, 256, 292,
 372
 Graves 88, 98, 155, 238,
 383, 432
 Green 265, 281, 283
 Greene 508
 Grégoire 8
 Grimm 83, 84, 149, 229,
 274, 376
 Grosbard 56
 Gscheidle 340, 363, 379
 Guéguen 263, 279, 281, 284
 Guérin 3, 4, 32, 36, 38, 58,
 82, 147, 151, 168, 226,
 267, 330, 356, 377, 381,
 384, 582
 Guignard 7—10, 12—15, 23,
 28, 32, 33, 45—47, 54,
 55, 76—83, 85—91, 96,
 98, 102—104, 110—112,
 116, 127, 128, 133, 135,
 137, 138, 141, 142, 144
 bis 148, 150—152, 155
 bis 157, 161, 163, 171,
 179, 205, 207, 219, 220,
 222—223, 232—234, 236
 bis 243, 265—267, 269,
 273, 274, 276, 278, 282,
 288, 296, 299, 301, 303,
 305, 306, 308, 309, 313,
 315—318, 323, 325, 329,
 330, 334, 335, 342, 344,
 368, 372—376, 378—384,
 428—430, 433, 435—437,
 439, 444, 476, 495, 502,
 517, 559, 560, 562
 Guillermond 33, 134

 Haase-Bessel 445
 Haberlandt 60, 61, 64, 116,
 117, 136, 137, 166, 178,
 300, 302, 314, 322, 382,
 392, 442, 443, 451, 455,
 458, 465—468, 470, 472,
 496, 508, 514, 517 bis
 519, 537, 541, 546, 548,
 560
 Habermann 135, 137, 138
 Häuser 76, 209, 211, 218,
 219, 247, 312
 Hagedoorn 502, 544
 Hagerup 47, 76, 141, 219,
 373, 408
 Hague 69, 85, 97, 150, 176,
 231, 378, 500
 Håkansson 3, 10, 24, 25,
 27, 31, 32, 41, 82, 84,
 85, 94, 98, 101, 105, 111,
 119, 123, 129, 134, 149,
 156, 159, 163, 214, 227,
 229, 230, 232, 241, 274,
 285, 287, 305, 306, 310,
 313, 318, 323, 326, 329,
 334, 339, 361, 377, 379,
 383, 392, 444, 446, 447,
 449, 498, 499, 561, 583,
 585
 Hall 275, 323, 382, 428,
 432, 517
 Hammond 83, 148, 228
 Hanausek 476, 502
 Hance 11, 452
 Hannig 34, 39, 130
 Hanstein 393, 399, 402, 421,
 423, 477, 485, 498
 Harlan u. Pope 318
 Harrison 492
 Hartmann 151, 166, 380,
 394
 Harvey 477
 Heatley 89, 240, 571
 Hegelmaier 61, 62, 153, 160,
 171, 237, 333—335, 342,
 355, 357, 358, 369, 473
 bis 379, 381, 382, 396,
 401, 406, 410, 416, 425,
 426, 430, 435, 437—440,
 476, 485, 487, 518
 Heilborn 5, 11, 43, 80, 90,
 146, 156, 176, 207, 223,
 242, 262, 384, 448, 488,
 553
 Heimann-Winawer 7, 68, 89,
 108, 155, 239, 313, 383,
 392
 Heimerl 142, 228, 373
 Heimlich 582
 Henckel 279
 Hérail 89, 222, 226, 239,
 242
 Heribert-Nilsson 272, 279

- Herms 14, 78, 97, 142, 221, 374
 Herrig 265, 267
 Herzfeld 565
 Heusser, C. 118, 142, 220, 273, 373
 Heusser, K. 12, 28, 39, 40, 47, 49, 51, 66, 67, 91, 97, 157, 171, 243, 262, 276, 278, 317, 423, 437
 Hielscher 380, 394
 Hieronymus 384
 Hildebrand 276, 278
 Hill 155, 178, 382
 Himmelbauer 31, 80, 90, 123, 146, 147, 156, 173, 224, 241, 257, 261, 375, 448, 452, 549
 Hiorth 279, 318, 352, 376, 443
 Hofmeister 5, 7, 9, 10, 13, 16, 18, 19, 24, 26, 49, 53, 56, 68, 125, 130, 132, 134, 135, 137, 138, 142, 146, 150—152, 155—158, 189, 256, 257, 261—263, 265, 269, 272—277, 287, 289, 299, 303, 313, 324, 336, 342, 344, 355, 357, 366, 371—384, 386, 392 bis 394, 423, 425, 432, 438, 450, 475, 482, 484, 497, 502, 520, 522, 548
 Holferty 88, 98, 155, 238, 348, 383, 421, 432
 Holman u. Brubaker 262
 Holmgren 3, 6, 70, 87, 88, 97, 112, 116, 119, 124, 125, 128, 137, 153, 155, 160, 171, 191, 236—238, 337, 348—350, 382, 461, 462, 464, 504—507, 536 bis 538, 543
 Horne 82, 86, 111, 116, 148, 226, 376, 381
 Howard u. Kashi 500
 Howe 88, 112, 153, 160, 236, 356, 382
 Huber 77, 142, 220, 287, 373, 433
 d'Hubert 55, 77, 87, 133, 142, 147, 171, 172, 174, 220, 224, 236, 273, 298, 303, 373, 584
 Hudson 522
 Huie 288
 Hull 485
 Humphrey 9, 91, 242, 335, 384
 Hunziger 279
 Hurst 492, 545
 Huss 56, 57, 59, 134, 137, 142, 144—146, 160, 162, 163, 169, 259, 329, 374, 439
 Ikeda 56, 57, 89, 125, 155, 168, 169, 239, 334, 383
 Ikeno 510
 Irmscher 80
 Ishikawa, C. 2, 8
 Ishikawa, M. 7, 56, 60, 106, 134—136, 139, 148, 161, 179, 191, 227, 264, 267, 269, 274, 279, 298, 300, 302, 314
 Jacobsson-Paley 38, 86, 151, 158, 163, 334, 369, 381, 384
 Jacobsson-Stiasny 68, 70, 78, 80, 81, 94, 95, 98, 109, 111, 114, 142, 147, 158, 198, 216, 221, 224, 252, 253, 342, 354, 372, 374, 375, 377, 380, 383, 387, 429, 433, 530, 548, 557
 Jaensch 85, 150, 231, 499
 Jaretsky 451
 Jauch 34, 148, 161
 Jeffrey 428, 519
 Jensen 275
 Jönsson 61, 64, 73—91, 109—111, 142, 144, 146 bis 152, 158, 203, 218 bis 226, 228, 229, 231—236, 239—242, 244, 381, 384, 476, 495
 Jørgensen 77, 142, 221, 343, 373
 John 374, 401
 Johnson, D. S. 3, 47, 76, 102, 141, 164, 183, 204, 209, 211, 212, 218, 219, 319, 337, 372, 427, 476
 Johnson, T. 76, 102, 141, 219, 273
 Johow 86, 90, 132, 234, 341, 381, 383, 424, 425, 428
 Jost 76, 270—272, 275, 276, 282, 283
 Juel 5, 7, 11, 17, 34—36, 38, 43, 56—58, 61, 73, 74, 80—82, 88, 97, 105, 141, 147, 148, 155, 169, 219, 224, 227, 237, 238, 273, 282, 287, 290, 291, 300—302, 310, 313, 339, 348, 349, 369, 375, 376, 382, 387, 427, 433, 446, 447, 461, 508, 510—512, 532, 535
 Jurica 84, 149, 229, 230, 377
 Kainradl 378
 Kamiensky 358, 380, 426
 Kanda 86, 123, 151, 380
 Karpetschenko 446
 Karsten 75, 78, 82, 85, 86, 93, 108, 130, 135, 147, 148, 150, 218, 226, 231, 233, 235, 294, 295, 305, 309, 330, 372, 376, 384, 563, 564
 Katz 270, 282
 Kayser 58, 440
 Kerner 478, 508
 Kershaw 75, 140, 218, 295
 Kihara 12
 Kindler 450
 Kirchner 503, 510, 512, 513, 526, 529
 Kirkwood 87, 88, 100, 104, 124, 125, 133, 152, 172, 235—237, 263, 264, 269, 271, 275, 283, 285, 286, 334, 381, 382
 Klebelsberg, von 58, 140, 218, 295, 358
 Klercker, de 79, 110, 114, 222, 374, 430
 Kny 398
 Kobel 495
 Koch 85, 104, 150, 151, 231, 375, 377, 380, 393, 394, 414, 424, 426
 Koernicke 12, 42, 89—91, 157, 163, 222, 239, 241, 242, 266, 300, 384, 447
 Komuro 523
 Koorders 380, 394
 Kosmath 582
 Kratzer 64, 78, 80, 87, 104, 107, 110, 137, 142, 146, 152, 221, 223, 224, 235, 236, 359, 360, 368, 374, 375, 381, 382, 393
 Kronfeld 547, 548
 Kubin 430
 Kuijper 83, 104, 148, 228, 376, 548
 Kusano 91, 192, 243, 276, 305, 458, 525, 560
 Kuwada 12, 91, 157, 163, 242, 323
 Lagerberg 41, 86, 87, 152, 203, 235, 260, 265, 267, 268, 280, 285, 298, 309, 338, 381, 502
 Land 237, 301, 305, 306, 382
 Lang 80, 86, 107, 111, 151, 233, 358, 366, 370, 380
 Langlet 87, 88, 112, 124, 127, 169, 237, 238, 382, 571, 580

- Lantis 2
 Lary de Latour 450
 Latter 24, 26
 Laurent, M. 156, 383, 418
 Laurent, V. 233, 340, 366, 380, 475
 Lavalie 58, 60, 87, 152, 160, 235, 238, 382
 Lawson 9
 Leavitt 330, 437, 438, 524, 525
 Leavitt u. Spalding 508
 Lechnere 89
 Leclerc du Sablon 478
 Leemann 584
 Lehmann 444
 Leidicke 440
 Leitmeier-Bennesch 283
 Le Monnier 58, 319, 557
 Levine 16, 24
 Lewis 23, 31, 77, 141, 329, 334, 373
 Lidfors 89, 227, 270, 494
 Liehr 377, 583
 Linné 263
 Ljungdahl 445, 446, 448, 516, 541
 Lloyd 42, 54, 87, 93, 95, 96, 100, 111, 114, 119, 128, 129, 132, 137, 152, 158, 165, 168, 235, 285, 334, 355, 381, 384, 410, 433, 434, 438
 Lötscher 146, 150, 151, 155—158, 162, 167—170, 328, 384
 Lonay 273, 287, 321, 373
 Longley 445, 448, 491, 497
 Longo 14, 23, 31, 56, 57, 62, 64, 70, 78, 84, 101, 109, 137, 140, 149, 229, 269, 286, 289—291, 358 bis 360, 372, 377, 382, 478, 498, 548, 549, 552
 Loschnigg 450
 Lotsy 47, 76, 131, 141, 161, 219, 464, 482, 484, 487, 529, 563, 568
 Lubbock 499
 Lubimenko u. Maige 15, 26
 Lubliner 79, 133, 134, 137, 144, 222, 329, 374
 Luerssen 475
 Lundquist 85, 111, 115, 151, 379
 Lundström 492
 Lyon 56, 77, 137, 142, 221, 414, 415
 Mac Allister 89, 155, 183, 193, 203, 240, 520, 578
 McDonald 237, 504
 Mc Kenney 89, 112, 193, 239
 Mac Millan 557
 Mac Phee 23
 Macpherson 150, 231, 232, 378, 500
 Magnus 15, 45, 49, 57, 61, 62, 81, 196, 200—202, 225, 317, 331, 375, 434, 558, 568
 Malte 77, 101, 176, 220
 Maneval 14, 23, 28, 78, 142, 221, 257, 374, 415, 430
 Mangin 26, 51, 78, 262, 265
 Mann 97, 121, 222, 296, 557, 560, 574
 Markowski 142, 191
 Martin, G. W. 236
 Martin, J. N. 81, 82, 125, 137, 147, 226, 274, 277, 376, 435
 Mascré 3, 33, 37
 Mathewson 281, 286, 297
 Mattson 492
 Mellink 87, 89, 90, 104, 112, 113, 152, 155, 178, 192, 194, 203, 204, 235, 237, 239, 240, 325, 374
 Merl 151, 233, 358, 368, 380
 Merrell 45, 88, 123, 160, 237, 267, 298
 Meunier 85, 151, 340, 371, 379, 394
 Meurman 10
 Meyer, A. 333, 383
 Meyer, K. 26, 32, 36, 90, 156, 466, 522
 Michaelis 82, 105, 442, 447
 Michell 85, 91, 151, 158, 232, 244, 379, 384
 Millardet 491, 494
 Miller 275
 Mirande 78
 Mitschka 265
 Miyake 7, 8, 10, 11, 16
 Miyoshi 270, 285
 Modilewski 75—77, 82, 89, 102, 103, 105, 106, 137, 140—142, 156, 166, 174, 178, 189, 210, 212, 213, 218, 220, 221, 227, 239, 243, 267, 273, 299, 318, 329, 361, 362, 372, 373, 376, 428, 463, 478, 480, 496, 517—519, 571
 Möbius 528
 Molisch 270, 285
 Monnier, s. unt. Le Monnier
 Montanelli 43, 503
 Montemartini 485
 Moore u. Behney 255—258
 Morse 84, 119, 149, 229, 258
 Mottier, D. M. 2, 8, 14, 42, 65, 78, 79, 83, 91, 97, 100, 103, 104, 109, 125, 127, 137, 144, 149, 158, 163, 178, 222, 229, 239, 244, 259, 275, 303, 310, 370, 382, 402
 Mücke 91, 158, 244, 384
 Müller, K. 303
 Murbeck 7, 37, 41, 47, 55, 56, 60, 70, 81, 88, 93, 97—99, 101, 103, 124, 125, 127, 129, 147, 155, 161, 225, 238, 290, 296, 334, 348, 375, 383, 421, 432, 459, 461, 462, 476, 488—491, 510, 512—514, 561, 580
 Nanetti 232, 552
 Nawaschin, M. 474
 Nawaschin, S. 70, 74, 75, 93, 108, 115, 131, 135, 137, 140, 141, 162, 170, 171, 176, 217, 266, 269, 272, 273, 277, 291, 292, 294—296, 301, 303, 306, 308, 310, 311, 317, 318, 356, 372, 575
 Nawaschin, S. u. Finn 46, 75, 115, 135, 140, 218, 263, 286, 291, 292, 294, 295, 297, 300, 313, 372
 Nemec 48, 155, 300, 309, 312, 314, 320, 324, 325, 328, 329, 332, 335, 376, 383, 450, 576
 Netolitzky 52, 54, 55, 58, 59, 287, 363
 Neumayer 566
 Nevins 240, 251, 584
 Newton 135, 206, 207, 239, 260
 Nichols 15, 24
 Nicolas 480
 Nicoloff 75, 77, 142, 221, 294
 Nicolosi-Roncati 78, 142, 342, 374
 Nishimura 157, 524, 545
 Nitschke 79, 88, 97, 98, 107, 110, 114, 115, 119, 144, 155, 176, 222, 238
 Nörner 419
 Noll 85, 232
 Norris 88, 153, 166, 236, 356
 Nothnagel 8, 305, 310, 311, 323

- Oberreuter** 444
Oehler 132, 152, 234, 339, 381, 425, 501, 502
Oehlkers 56, 151, 233, 586
Oes 14, 78, 142, 221
Ohga u. Sinoto 517
Oksijuk 358, 373, 584
Oliver 40, 85, 86, 107, 111, 150, 151, 231, 233, 264, 366, 377, 380, 394
O'Neal 82, 106, 227, 274, 316
Ono 89, 155, 350, 383, 389
Oppermann 88, 166, 236, 503, 573
Orr 485
Osawa 3, 24, 26, 47, 82, 83, 88, 111, 147, 148, 153, 226, 228, 238, 274, 376, 382, 453, 461, 470, 497, 510, 511, 512
Osenbrüg 58
Ostenfeld 512, 513, 542, 544, 545
Ostenfeld u. Raunkiaer 512
Osterhout 9
Osterwalder 57, 59, 78, 81, 103, 144, 145, 162, 168, 225, 257, 274, 278, 279, 314, 318, 335, 374, 375, 401, 430, 476, 495, 560
Ottley 3, 38, 84, 137, 149, 229, 377
Overeem, van 107
Overton, E. 40, 78, 96, 205, 222, 239, 275, 314, 476, 520, 560
Overton, J. B. 13, 14, 26, 137, 144, 461, 464, 486, 528
Pace 5, 18, 24, 47, 80, 81, 91, 110, 113, 116, 120, 124, 132, 137, 138, 146, 147, 156, 157, 175, 176, 178, 183, 192, 198—200, 223, 224, 242, 243, 249, 305, 330, 374, 375, 383, 384, 389, 455, 462, 463, 465, 473, 521, 522, 557, 560, 561
Palla 263, 264
Palm 6—13, 17, 36, 63, 73, 76, 78, 81, 85, 87, 88, 97, 100, 101, 104, 105, 107, bis 113, 116, 119, 124, 137, 141, 147, 150, 153, 155, 157, 160, 166, 169, 176, 177, 180, 183, 188, bis 192, 195, 196, 200, 202—204, 206, 214, 215, 218, 225, 232, 236—238, 244, 245, 247, 252, 253, 329, 348, 375, 382—384, 387, 432, 441, 468, 503, 552, 571, 573, 579
Palm u. Rutgers 84, 111, 149, 229, 377, 498, 549
Parmentier 50
Pax 150, 230
Pearson 564, 570
Pearson u. Thomson 564, 565
Péchoutre 54, 81, 103, 110, 114, 147, 225, 287, 375, 430, 495
Peltriset 150, 369—371, 377, 424
Perotti 65, 77, 103, 142, 220, 432
Perrot u. Guérin 130, 287, 377
Persidsky 151, 176, 178, 315, 316, 380, 477, 486, 560, 561
Peter 78, 144, 374, 464, 486
Peters, C. A. 80, 223
Peters, K. 3, 69, 85, 135, 150, 231, 232, 274, 378, 426
Petersen 274
Pfeiffer, N. E. 90, 156, 241
Pfeiffer, W. M. 75, 140, 218, 256, 372, 427
Pfitzer 423
Pfundt 262
Pickett 13, 38, 91, 113, 158, 244, 369, 384, 430
Piech 5, 11, 29, 43, 46, 583
Pierpaoli 87, 111, 152, 168, 235, 381
Pigott 229, 322, 376, 377
Pirotta u. Longo 56, 76, 141, 159, 219, 282, 288, 290, 373
Pisek 3, 4, 34, 76, 141, 219, 273, 344, 373, 392
Poddubnaja 583
Porsch 124, 125, 309, 556, 558, 567—572, 574—577, 579
Portheim, von 61
Poulsen 62, 383, 517
Preda 162
Prohaska 147, 376
Quisumbing u. Juliano 585
Raciborski 125, 155, 162, 222
Radermacher 13, 158, 187, 194, 244, 384
Radikofer 303
Raunkiaer 510, 512
Reed, E. L. 376, 435
Reed, H. S. 89, 98, 239, 285
Rehder 375
Reiser 83, 148, 228, 498
Renner 51, 52, 106, 279, 282, 283, 329, 442, 443, 474, 499
Resvoll 256
Riddle 15, 68, 78, 79, 84, 88, 100, 144, 146, 149, 155, 222, 223, 229, 238, 374, 377, 382, 399
Risse 36
Rittinghaus 262, 279—281
Ritzerow 228, 496
Robbins u. Borthwick 331, 383
Robinson 280
Rocén 220, 250, 357, 358, 373, 584
Rössler 291, 381
Rombach 80, 147, 224
Romell 77, 141, 220
Rosanoff 3, 16, 24, 48, 150, 378
Rosen 9, 43
Rosenberg 3, 5—7, 18, 37, 38, 40, 49, 80, 88, 146, 153, 155, 166, 238, 329, 332, 382, 383, 432, 444, 445, 448, 461, 462, 468, 477, 493, 510, 512—516, 528, 530, 531, 535, 538, 540, 541
Rosendahl 91, 158, 244, 353, 384
Roth 219, 373, 484
Rotmistrow 43, 270
Rowlee 287
Rübel 258
Rühle 58, 59, 147, 225, 257, 286, 287, 362, 375
Ruhland u. Wetzel 42, 267
Rutgers 79, 97, 104, 122, 180—192, 197—200, 202, 207, 211, 213, 214, 216, 223, 248, 251, 252, 374, 393, 560, 570, 578
Ruys 82, 137, 148, 161, 226, 227, 324, 376
Rybin 501
Saame 383
Sachs 7, 18, 19, 24, 25, 374
Sakamura u. Stow 8, 31, 261, 447
Samuels 82, 183, 211, 213, 227, 290, 337, 376, 557
Samuelsson 3, 14, 23, 28, 29, 85, 104, 142, 150, 221, 231, 254, 257, 258, 340, 342, 369—380, 382, 386, 387, 393, 469, 476, 500

- Sandt 80, 146, 375
 Santos 7
 Sargant 8, 89, 203, 204, 206,
 239, 556, 576, 577
 Sateishi 584
 Sauer 9
 Sawyer 269, 271, 275, 383,
 443
 Sax 206, 301, 306, 309, 310,
 323, 446
 Saxton 81, 82, 108, 147,
 224, 225
 Schachner 157, 287, 384
 Schacht 49, 135, 137, 138,
 303, 313, 380, 440, 475,
 476, 488, 497
 Schaffner, J. H. 8, 9, 13,
 47, 92, 124, 155, 239,
 244, 260, 267, 298, 348,
 382, 428, 520, 577
 Schaffner, M. 398, 399
 Schertz 85, 151, 232, 339,
 379
 Schiemann 494, 544
 Schiller 88, 155, 159, 160,
 237, 306
 Schimper 133
 Schkorbatow 461, 510
 Schlimbach 53, 56, 90, 130,
 156, 240, 241, 288, 336,
 357, 383, 451, 521
 Schlotterbeck 56, 286, 287,
 382
 Schmid, B. 426
 Schmid, E. 57, 62, 64, 85,
 86, 111, 130, 141, 151,
 232, 233, 309, 310, 339,
 344, 345, 359, 363, 365
 bis 367, 370, 371, 379,
 394
 Schmid, W. 77, 142, 220,
 373
 Schmidt, H. 77
 Schnarf 4, 12, 33, 34, 36,
 57—59, 64, 80, 85, 86,
 88, 91, 98, 110, 116, 123,
 124, 130, 146—148, 150,
 151, 153, 155, 157, 159,
 161, 163, 223, 224, 232,
 233, 238, 242, 279, 283,
 301, 309, 320, 328, 332,
 339, 340, 345, 346, 357,
 361, 363, 365—367, 374,
 375, 378—384, 389, 394,
 432, 444, 446, 448, 464,
 476, 477, 488, 514, 515
 Schnegg 82, 211, 496
 Schneider 47, 77, 109, 141,
 220, 273
 Schniewind-Thies 8, 9, 89,
 112, 155, 193, 206, 239,
 240, 265
 Schoch 3, 10, 34, 47, 280
 Schoenebeck 159, 164, 384
 Schürhoff 14, 23, 30, 34,
 35, 39, 40, 44—48, 78,
 79, 83, 84, 88, 112, 127,
 136, 137, 140, 142, 144,
 147—149, 153, 156, 159,
 163, 166, 169, 213, 221,
 223, 224, 228, 229, 233,
 237, 239, 243, 256, 283,
 298, 300, 302, 319, 329,
 342, 355, 369, 372—377,
 382, 384, 389, 390, 446,
 449, 461, 464, 486, 496,
 504, 517, 518, 521, 571,
 579—581
 Schürhoff u. Jüssen 521
 Schwarzenbach 24, 79, 94,
 95, 129, 146, 223, 274,
 446—448
 Schweiger 79, 144, 222, 286,
 287
 Schwemmle 82, 105, 116,
 227, 444
 Schwere 61, 153, 314, 382,
 476, 510, 560
 Schwertschlagel 492
 Scrobischewsky 135, 137
 Sears 88, 461, 510, 511
 Seaton 79, 144, 222, 374
 Seefeldner 86, 152, 234, 280,
 317, 381, 428, 476, 502
 Seelieb 7, 89, 112, 155, 239,
 383
 Seifriz 265
 Semianinova 102, 161, 242
 Serguéeff 7, 382, 432
 Servettaz 82, 104, 111, 147,
 173, 226, 376
 Shadowsky 6, 83, 86, 90,
 137, 148, 151, 156, 157,
 159, 161, 163, 180, 194,
 228, 233, 240, 376, 381,
 384, 498
 Sharp 51, 157, 175, 243,
 249, 278, 298, 310, 317,
 380, 394, 431, 437
 Shattuck 3, 45, 46, 75, 76,
 141, 166, 176, 216, 218,
 256, 268, 281, 292, 306,
 308, 313, 325, 470, 480,
 574
 Shaw 145, 259, 374
 Shibata 165, 274, 277, 301,
 303, 304, 306, 309, 322,
 377, 470
 Shibata u. Miyake 23, 76,
 102, 141, 219, 372, 461,
 481
 Shimotomai 447, 582
 Shoemaker, D. N. 23, 77,
 142, 221, 256, 257, 274,
 277, 331, 374, 452
 Shoemaker, J. S. 452
 Shreve 3, 15, 79, 97, 144,
 222, 259, 342, 374
 Sinoto 23, 24, 484, 582
 Skottsberg 76, 108, 141,
 219, 368, 372
 Small 88, 112, 116, 237
 Smith, A. C. 86, 424
 Smith, P. M. 427
 Smith, W. R. 9, 32, 47, 48,
 89, 90, 113, 118, 137,
 156, 183, 191, 240, 242,
 383, 384, 426, 523
 Snow 279, 283
 Söderberg 6, 13, 481
 Solms-Laubach 278, 422,
 424, 430, 491
 Soltwedel 325, 329, 373,
 374, 376, 377
 Souèges 54, 55, 60, 76, 77,
 85, 97, 100, 102, 105,
 123, 124, 126, 127, 137,
 142, 144, 147, 148, 150,
 163, 165, 170, 171, 177,
 219, 220, 222, 232, 287,
 305, 309, 373—376, 380,
 381, 393—396, 398—421,
 426, 427, 430, 433, 450,
 458, 501
 Spangler 89, 240, 310
 Stauffacher 43, 522
 Stenar 2, 6—13, 32, 35, 37,
 38, 47, 53, 58, 59, 68, 69,
 82, 83, 89, 90, 97, 98,
 100—103, 113, 124, 126,
 127, 133, 137, 139, 148,
 156, 161, 163, 170, 173,
 177, 206, 227, 228, 239,
 240, 241, 249, 261, 263,
 267, 269, 279, 302, 308,
 325, 326, 330, 331, 335,
 349—351, 355, 376, 383,
 388, 416, 582, 585
 Stenzel 477
 Stephens 82, 147, 183, 213,
 226, 322, 361, 376, 495,
 556
 Stern 79, 144
 Stevens 23, 25, 76, 273,
 279, 369, 373, 377
 Stiffler 89, 98, 101, 112,
 115, 116, 130, 155, 239,
 240, 357
 Stingl 320
 Stolt 86, 97, 100, 124, 125,
 132, 139, 151, 152, 163,
 234, 302, 343, 356, 381,
 394
 Stomps 77, 455
 Stork 88, 510
 Stout 5, 11, 43
 Stow 447, 452, 582
 Strasburger 7, 8, 11, 12, 15,
 16, 19, 26, 32, 35, 36,

38—41, 43, 46, 47, 51,
56, 58, 67, 76—79, 81,
82, 85, 86, 88—91, 96,
97, 100—104, 107, 109
bis 111, 114, 123, 127,
129, 133, 135—138, 141,
142, 147, 150, 151, 155
bis 157, 171, 173, 177,
179, 192, 205, 206, 218
bis 222, 225, 226, 231,
233, 237, 239, 241, 243,
265, 266, 268—270, 272
bis 275, 280, 281, 285,
287, 290, 298, 300, 301,
303, 305, 307, 308, 310,
314, 317—319, 323, 325,
332, 344, 372, 374—377,
383, 386, 396, 415, 430,
437, 446, 454—456, 461,
462, 464, 469, 474, 475,
477, 480, 481, 485, 489
bis 491, 495, 497, 498,
520, 524—526, 528—532,
534, 542, 554, 556, 560,
562, 563, 567, 569
Suessenguth 6—15, 18, 26,
37, 43, 88, 90, 100, 113,
155, 156, 158, 238, 241
bis 243, 265, 317, 378,
383, 384, 386, 402, 415,
422, 428, 430, 458, 481,
502, 552, 525, 585
Sugiura 23—25, 28, 582
Surface 79, 145, 222, 259
Svedelius 61, 155, 158, 263,
288, 382, 432
Svensson 54, 58, 64, 85, 97,
101, 105, 123, 125, 131,
136, 137, 139, 150, 171,
177, 193, 194, 232, 323,
326—328, 338, 339, 342,
346, 347, 351, 352, 357,
359, 361, 363, 368, 371,
378, 379, 382, 387, 388,
394, 412, 430, 549
Swingle 3, 38, 78, 222, 329,
374
Sykes 7, 87
Täckholm 81, 82, 88, 100,
105—107, 110, 116, 131,
153, 160, 163, 168, 177,
190, 227, 237, 247, 251,
289, 290, 329, 330, 361,
376, 444, 445, 448, 454,
469, 473, 492—494, 538,
542, 544, 545, 550, 551
Täckholm u. Söderberg 3, 7,
9—12, 14—16, 78, 144,
222
Tahara 4, 25, 31, 32, 88,
94, 153, 237, 312, 320,
464, 504, 536, 543

Tangl 446
Tannert 12, 47, 91, 157,
163, 242, 305, 384, 419
Tassi 76, 82, 88, 102, 141,
148, 155, 219, 226, 238
Taylor 31, 83, 104, 137,
149, 229, 257, 274, 275,
287, 377, 498
Thomas, E. N. 320
Thomas, R. H. 496, 500,
503
Tieghem, van 53, 54, 59,
282, 288, 321, 482, 484,
555, 574, 580
Tillmann 87, 152, 359
Tischler 5, 6, 12, 26, 30,
32—34, 36—39, 44, 51,
67, 77, 82, 87, 91, 96,
144, 147, 156, 157, 163,
190, 206, 226, 242, 247,
279, 290, 300, 304, 307,
310, 332, 334, 335, 370,
372, 374, 379, 383, 384,
393, 441, 443—448, 451,
478, 492, 528, 529, 543,
547—550, 552, 553
Tison 439, 440
Tiwary 496
Tokugawa 270, 271, 285
Tomaschek 263
Tournois 218, 372, 458, 479,
480
Trelease 319, 576
Tretjakow 166, 518
Treib 56, 73—76, 80, 86,
97, 99, 108, 115, 128,
133, 135, 137, 140, 141,
147, 161, 191, 192, 218,
219, 224, 233, 269, 276,
278, 294, 295, 318, 322,
330, 358, 372, 373, 375,
380, 393, 423, 426—431,
437, 438, 462, 478, 480,
482, 484, 488
Treib u. Mellink 89, 112,
113, 192, 194, 203, 239,
240
Tschernojarow 46, 47, 78,
222, 268, 269, 301, 313
Tschirsch 281, 284
Tschistiakoff 23
Tulasne 366, 380, 394, 432
Ubisch 34
Umiker 141, 176, 202, 219,
484
Usteri 146, 488
Vandendries 47, 79, 94, 95,
110, 146, 223, 308, 329,
361, 374
Velser 14, 78, 144, 222, 278

Vermoesen 66, 91, 102, 157,
243, 249
Vesque 77—83, 85—91, 112,
115, 142, 150, 152, 179,
220, 231, 233, 234, 236
bis 238, 243, 278, 557
Vilcins u. Abele 584
Voigt 58, 342, 374, 384
Vries, de 304
Wagner 582
Walderdorff 269, 270
Waller 304
Ward 87, 102, 124, 138,
152, 236—238, 243, 437,
557, 566, 667
Warming 1—3, 53, 54, 58,
65, 75, 80, 89, 434
Warth 52
Weatherwax 69, 91, 100,
138, 157, 159, 164, 242,
263, 275, 303, 309, 310
Webb 3, 80, 110, 147, 224,
375
Webber 304
Wefelscheid 40, 41, 47, 256
Weinstein 24, 82, 129, 147,
226, 274, 277, 280, 307,
313, 376
Weinzieher 11, 90, 104, 156,
242, 313, 361, 362, 371,
383, 426
Weir 475
Wellington 500
Welsford 266, 275, 301
Weniger 77, 142, 221, 275,
310, 311, 373
Went 61, 81, 196, 197, 225,
331, 361, 375, 378, 381,
575, 578
Went u. Blaauw 174, 383,
520
Werner 57, 82, 105, 106,
116, 227, 247, 289, 290
Westermaier 62, 156, 157,
168, 398, 402
Wettstein 58, 61, 93, 217,
245, 248, 297, 372, 478,
554, 555, 557
Wetzel 255
Wiegand 7, 9, 16, 37, 47,
88, 89, 91, 101, 105, 112,
155, 157, 193, 238, 240,
242, 383, 384, 421, 432
Wille 5, 11, 43, 432
Wimmel 8, 16, 25
Winge 12, 31, 89, 75, 102,
107, 112, 116, 140, 218,
273, 372, 478, 479, 487,
532, 533, 535
Winkler 82, 147, 376, 453
bis 456, 461, 473, 474,
478, 484, 485, 487, 491,

- 494—496, 498, 503, 525
 bis 527, 529, 530, 533,
 537—539, 542, 544, 549
 Wirz 7, 83, 88, 148, 155,
 228, 238, 376, 383, 408,
 428, 498, 517
 Wisselingh, van 26, 33, 57,
 59, 62, 346, 363, 369
 Wolpert 75, 108, 140, 217,
 273, 294, 295, 372, 477
 Woodburn 150, 176, 378,
 548, 549
 Woodcock 361, 373, 433
 Woodroof, J. G. u. N. C.
 273, 295
 Worsdell 86, 111, 233, 380
- Woycicki 2, 35, 42, 48, 51,
 148, 170, 441, 585
 Wurdinger 62, 85, 232, 345,
 379
 Wylie 3, 7, 42, 46, 47, 88,
 116, 155, 238, 267, 300,
 313, 323, 348, 382, 421,
 432
 Wylie u. Yocom 56, 86, 151,
 233, 290, 304, 345, 358,
 359, 368, 380
 Yamaha 12, 13, 16, 17, 23
 bis 27
 Yamanouchi 8
- Yasui 85, 97, 150, 231, 446,
 541
 York 76, 79, 110, 144, 222,
 374, 414, 415
 Young 25, 82, 85, 232, 329,
 361, 376, 435, 451, 476
- Zacharias 7, 11
 Zalewsky 7, 8, 17
 Ziegenspeck 280
 Ziegler 35, 82, 111, 148,
 161, 226, 227, 283, 330,
 376
 Zimmermann 8, 43, 239
 Zinger 75, 102, 140, 218,
 478, 479

Sachregister

- Abnormaltypen des Embryosackes** 121, 179
 bis 254, 577—580
abnorme Kernstellung im vierkernigen Embryosack 203—205
adelphophagie 559
Adventivembryo, Initialen desselben 352, 353, 469
Adventivembryonie 174, 453, 466, 469—475, 477, 478, 485, 486, 490, 495, 496, 498 bis 500, 518—521, 524, 526, 534, 542, 545
 —, **Auslösung** 470
 —, **autonome** 469
 —, **induziert durch Bestäubung** 469, 526
 —, **induziert durch Wundreiz** 524, 545
 —, **Vorstufen** 466, 467, 470, 472
 —, **Ursachen** 472, 473, 542
Aërotropismus des Pollenschlauches 270
Agamospermie 454, 542, 546
Aglaonema-Typus 188
Akrogamie 288, 289
Alchemilla-Typus 460
Alisma-Typus 188
Alloparasitismus 353, 354
Allosyndesis 445
Allseitig-peripherischer Typus des nuklearen Endosperms 334
Ameiosis 461, 510
Amitosen im Antherentapetum 31, 32
 — **im Endosperm** 329, 351
 — **in Antipoden** 160, 163
 — **in der chalazalen Region des Embryosackes** 206
Amöboides Antherentapetum 32, 34, 582, 586
 — —, **Variabilität desselben** 34—38, 582
 — —, **Verbreitung** 34—38
Amphimixis 453
amphitropes Ovulum 52
Amyloidfenster 280
Anatropes Ovulum 52
Anordnung der Mikrosporen (Pollenzellen) 18, 27, 28
Antennaria-Typus 460
anter-sap 4, 33
Antherenfächer 1, 3
Antherenflüssigkeit 4, 33
Antherensaft 4, 33
Antherentapetum 31—39
 —, **Funktion** 39
 —, **Homologie** 38
Antherentapetum, Hyperploidie 31, 32
 —, **Inhaltstoffe** 33
 —, **Pollensackhäutchen** 582
 —, **Stoffe der Zellmembranen** 33, 582
 —, **Verhalten der Zellkerne** 31, 32
 —, **Vermehrung der Zellkerne** 31, 32
Antheridium 554
anticlines actives 179
 — **albuminigenes** 179
 — **cotyloides** 179
 — **inertes** 179
Antiklinen 179
antipodal oosphere s. unter Antipoden-Ei
Antipoden 140—170
 —, **Amitosen** 160, 163
 —, **Anordnung** 162—167
 —, **Befruchtung** 316, 560
 —, **Drüsenfunktion** 168—170
 —, **Einteilung** 167
 —, **Förderung** 159—161, 253
 —, **Funktion** 168—171
 —, **haustorielle Ausbildung** 152, 153, 165, 166
 —, **Inhaltstoffe** 163—165
 —, **Kernhypertrophie** 163—165
 —, **Kernverschmelzung** 163
 —, **Kernteilung** 163
 —, **Lageveränderungen** 161
 —, **Lebensdauer** 164, 165
 —, **morphologische Deutung** 562—566
 —, **systematische Unterschiede** 140—159
 —, **Umbildung zu Polkernen** 194, 560
 —, **Unterdrückung** 247, 251
 —, **Unterdrückung der Zellbildung** 161
 —, **Variabilität** 140—159
 —, **Vermehrung** 159, 160
 —, **Zahl** 159, 160
 —, **Zellbildung** 125—127
 —, **Zellhypertrophien** 163
 —, **Zellinhalt** 162
 —, **Zellteilung** 160
 —, **Zellwand** 162
Antipoden-Ei 141, 166, 480, 573, 574
Antipoden-Embryo 459, 477, 480, 517, 518
Antipoden-Haustorien 355, 356
Antipodialapparat 131, 572
 —, **Ähnlichkeit mit einem Eiapparat** 166, 167
 —, **Deutung als Archegon** 572
 —, **reduzierte Ausbildung** 174—176, 184, 185, 194, 196, 197, 243, 585

- Antipodial-Ei s. unter Antipoden-Ei
 Antipodialkern der Podostemonaceae 196
 Apogamie 253, 453—457, 459, 460, 499, 500
 —, dauernde 456
 —, Definition 453, 454, 457, 534
 —, generative 453, 460
 —, induzierte 526
 —, obligate 456
 —, ovogene 456
 —, somatische 453, 456, 459, 481, 514, 518, 523
 apomiktische Pflanzen 5, 16
 —, Bastardnatur 542
 Apomixis 174, 314, 453, 586
 —, abgeleitetes Verhalten 527
 —, autonome 457
 —, Entstehung 526—547
 —, fakultative 457
 —, induzierte 457
 —, obligate 457
 —, ökologische Bedeutung 526—527
 —, partielle 457, 544
 —, polymorphe Formkreise 530, 537, 538
 —, Verbreitung 477—526, 528
 —, Vererbung 545
 Aporogamie 289—297
 aposporia goniale 457, 460
 — somatica 457, 460
 Aposporie 454, 457, 468, 496, 499, 503, 508, 513—515, 527, 528, 531, 546
 —, direkte 457
 —, indirekte 457
 Archegon 571
 Archegontheorie 124, 558, 567—569
 Archespor, männliches 2
 —, weibliches 53, 65—96
 —, —, mehrzelliges 71—91, 93—96, 583
 Archesporzellen, potentielle 583
 —, primäre 1
 —, sekundäre 1
 —, weibliche 65—96
 Arillus 55
 assise digestive 63
 Astereen-Typus 397
 atropes Ovulum 52
 Auskeimen mehrerer Makrosporen 99, 115, 116, 252
 Auslese der fungierenden Makrospore 96
 — bis 120, 251, 252, 449, 584
 Austrittstellen für den Pollenschlauch 49, 50
 Autoparasitismus 353, 354
 Autosyndesis 445

Basalapparat 169, 170, 325, 361
 basale Endospermzelle 324, 348, 369
 Basalzelle (cellule basale) 396
 —, haustoriell entwickelt 412, 413, 432, 433
 Basalzellen (der Chalaza) 59
 Basigamie 288, 289
 Basilarkern 207
 Bastard-Apogamie 534

Bastarde:
 —, abnorme Auslese der fungierenden Makrospore 449
 —, abnorme Embryosackbildung 449, 561
 —, abnorme Makrosporenbildung 449
 —, abnorme Mikrosporenbildung 444—450
 —, geschwächte Chromosomenbindung 444, 445
 —, Pollendegeneration 444—450, 586
 —, unregelmäßige Meiosis 445, 446
 —, Unterdrückung des sporogenen Gewebes 444
 —, Vergleich mit dauernd apomiktischen Pflanzen 534
 —, Verschmelzung der homöotypischen Spindeln 448
 —, vierkerniger Pollen 448
 —, Zyto-mixis 448
 Bastardembryonen, abnorme 442, 443
 Bastardierung:
 —, als Ursache der Adventivembryonie 473
 —, — — — Apomixis 494, 530—532
 —, — — — Parthenogenesis 466
 —, — — — Parthenokarpie 553
 —, zytologische Kennzeichen 448
 Bastardnatur apomiktischer Pflanzen 535, 545
 — parthenokarper Pflanzen 553
 befruchtete Eizelle:
 —, Anregung zur Teilung 393
 —, Auswachsen zu einem langen Schlauche 396
 —, erste Teilung 396
 —, Kernverschmelzung 312, 391
 —, „Reifung“ 391, 392
 —, Richtung der ersten Teilungswand 396, 427, 428
 —, Veränderungen 391—394
 —, Verhalten des Chromatins 310
 —, — des Zytoplasmas 391—392
 —, Zeit zwischen Befruchtung und erster Teilung 391—392
 Befruchtung 262—321
 —, abnorme 561
 —, der mikropylaren Endospermzelle 586
 —, dispermatistische 314, 576
 —, doppelte 303—321, 562, 575, 576
 —, einer Antipode 316, 566
 —, einer Synergide 314, 317, 520, 525, 560
 —, Geschichtliches 303
 —, „vegetative“ 319
 —, Verhalten des Chromatins bei der Kernverschmelzung 310
 —, — des Zytoplasmas 312
 —, Zeit zwischen Bestäubung und Befruchtung 272—279
 bisporial 188
 bisporischer Embryosack 181, 182
 bitegmisches Ovulum 53
Borago-Form des nuklearen Endosperms 328

Caecum 358
Calopogon-Typus 188

Caruncula 55
 Caryophyllaceen-Typus 397
 cellule apicale 396
 — basale 396
 — mère primordiale 179
 — — spéciale 179
 Chalazagewebe, „eigentliches“ 58, 59
 —, Inhaltstoffe 59, 60
 Chalazakorkgewebe 59
 chalazale Kammer 351
 chalazale Kerne des Embryosackes, Chromatinvermehrung 205, 206
 — — —, Amitosen 351
 Chalazogamie 289—296, 574, 586
 —, systematische Bedeutung 295—297
 —, Verbreitung 295
 Chemotaxis 285
 Chemotropismus des Pollenschlauches 270, 284, 285
 Chenopodiaceen-Typus 397
 Chlorophyll im Embryo 423
 — im Endosperm 336
 — im Suspensor 437
 — in der Samenanlage 56
 Chloroplasten in der generativen Zelle des Pollenkornes 42
 — in Spermazellen 267
 Chondriosomen 33, 134
 Chromatin, Reduktion desselben 4, 96, 180
 —, Verhalten bei der Befruchtung 310
 —, — bei der Teilung der Endospermkerne 323
 —, Vermehrung im chalazalen Teile des Embryosackes 205, 206
 Chromosomen, Paarungstendenz 532
 —, Triadenbildung 532
 —, „versprengte“ 446
 —, Zurückbleiben in der Anaphase 446
 Chromosomenbindung 445, 446
 —, geschwächt bei Bastarden 532, 539, 540
 —, — bei apomiktischen Pflanzen 461, 531, 532, 534, 539—542
 cleavage 26
Clintonia-Typus 188
Codiaeum-Typus 180, 188, 189
 Coeno-Makrospore 209, 247
Coralliorrhiza-Typus 188
 couche de revêtement 62
 — épithéliale 62
 crassinuzellat 53, 66—68, 70
Crucianella-Typus 188
 Cruciferen-Typus 397—404
Cypripedium-Typus 180, 188, 198—202, 245
 Cystoiden 585
 Deckzelle 68, 69, 92, 93, 583
 Deckzellenkomplex 68, 92, 93
 Degeneration der Embryonen 442, 443
 — der Embryosäcke bei parthenokarpen Pflanzen 549
 — der Gametophyten 448—452
 — der Makrosporen 101—105

Degeneration der Sporenmutterzellen 444 bis 445
 — unbefruchteter Embryosäcke 172—174, 549—551
 Dermatogenbildung im Embryo 399
Dicraea-Typus 180, 188, 202, 245
 Diözie 529, 532
 dispermatische Befruchtung 314, 538
 Divertikel des Embryosackes 326, 357
 doppelte Befruchtung 303—320, 586
 — —, biologische Bedeutung 319, 320, 562
 — —, Entdeckung 303
 — —, morphologische Deutung 318, 319, 562—564
 — —, physiologische Bedeutung 320
 — —, Verbreitung 316—318, 586
 — —, zeitlicher Verlauf 308
 Dreier-Reihe 182—184

echtes Periplasmodium 34
 Ei-Apparat 131—140, 571, 572
 —, Ableitung 566, 567, 571
 —, abnorme Ausbildung 176—178, 523, 560
 —, Anheftung 131
 —, Chondriosomen 134
 —, Inhaltskörper 134
 —, Membranen 134
 —, phylogenetische Deutung 563, 566, 567, 571
 —, Plastiden 133
 —, reduzierte Ausbildung 184, 488
 —, Stärke 133
 —, Stellung der Spindeln 124, 571
 —, Zellbildung unterbleibend 135, 207
 Eigenbewegung der Chromosomen im Pollenschlauche 266
 — der Spermakerne 306, 307
 einseitig-peripherischer Typus des nuklearen Endosperms 334
 Einwandern der generativen Zelle in das Innere des Pollenkorns 41
 Einzelpollen 48
 Eiweißkristalloide im Pollenschlauche 265
 Eizelle 132—139
 —, Anheftung 132
 —, befruchtete 391—394
 —, Chondriosomen 134
 —, diploide 454, 455
 —, Inhaltskörper 134
 —, mehr als eine 477, 560
 —, Membran 134, 135, 307
 —, physiologische Eigenschaften 455
 —, Plastiden 133
 —, potentielle 477
 —, Stärke 133
 —, Teilung 391—394
 —, überzählige 314, 315
 —, Vakuole 132, 133
 Ektogonie 304
 ektotropes Wachstum des Pollenschlauches 282

- ektotrophes Leitgewebe 282—288
 - , drüsiger Bau 283
 - , Kutikula 283
 - , Schleimbildung 391—441
- Embryo 391—441
 - , abnorme Entwicklung 441
 - , Ernährung 319
 - , extrasaccaler 469, 477
 - , gegliederter 395
 - , Gliederung 396
 - , Kutikula 360
 - , ungegliederter 395, 423—428
- Embryodermis 62
- Embryoinitialen 469
- Embryonalsprossung 428, 457, 476, 500, 502, 517, 519, 520, 524
- embryonic mass 432, 517
- Embryosack:
 - , 2-kernig 202
 - , 4-kernig 189, 190, 198—202, 207—209, 585
 - , 5-kernig 174—176, 216, 217
 - , 6-kernig 174—176, 216, 217, 585
 - , 7-kernig 176
 - , 8-kernig 120—179, 217
 - , 12-kernig 195, 217
 - , 14-kernig 195, 217
 - , 16-kernig 209—217, 585
 - , 20-kernig 217
 - , 32-kernig 217, 585
 - , Abnormitäten 176—379, 450, 519, 522, 523, 550—552
 - , Alterserscheinungen 178, 451
 - , aposporisch 457, 460, 489
 - , Bau des fertigen Embryosackes 131 bis 174
 - bei parthenokarpen Pflanzen 547, 550 bis 552
 - , bispörischer 182
 - , Eindringen in die Mikropyle 128
 - , gehemmte Ausbildung der antipodalen Region 174—176, 194
 - , Gestalt 180
 - , Herauswachsen aus der Mikropyle 56, 128, 129, 290
 - , Hineinwachsen in die Chalaza 129
 - , mehr als einer im Ovulum 81, 178, 179, 476, 512, 522
 - , monosporisch 182
 - , Ontogenie 559
 - , phylogenetische Ableitung 556—581
 - , polare Gleichheit der oberen und unteren Hälfte 573
 - , sporisch 457, 460, 489
 - , Stärke 171—173, 584
 - , Teilungsschritte 122—125, 180, 570
 - , tetrasporisch 182
 - , trisporisch 182
 - , Verhalten bei ausbleibender Befruchtung 172—174
 - , Wachstum 123, 128, 356, 357
 - , Wachstumsrichtung abnorm 129
 - , Zellbildung 125—128
- Embryosackbildung 181
- Embryosackentwicklung 121—131
 - , abnormale 179—254, 550—552
 - , abnorme Verwendung der Kerne 560, 561
 - , bei parthenogenetischen Pflanzen 461 bis 469
- Embryosackformel 185—187
- Embryosackhaustorium 356—358
- Embryosackhülle 61
- Embryosackkern, sekundärer 171
- Embryosackmutterzelle 66—72, 583
 - , akzessorische 69
 - , Reduktionsteilung 96, 97
- Zellteilung 96
- Embryosacktypen 179—189
 - parthenogenetischer und apogamer Pflanzen 460—469
 - , Statistik 245
 - , Übergänge zwischen denselben 195, 216, 217
 - , Verbreitung 217—244, 584—585
 - , verschiedene bei derselben Art 248, 249, 585
 - , verschiedene bei derselben Gattung 250, 585
- Embryoschwanzzellen 59
- endogener Typus des nuklearen Endosperms 334
- Endosperm 321—391
 - , Auslösung der Entwicklung 321—322, 470
 - , Bedeutung für die Embryoentwicklung 352, 514
 - , Chlorophyll 336
 - , Chromosomenbestand 322
 - , Deutung als Nährembryo 319, 559, 566
 - , — als phylogenetische Neubildung 576,
 - als verzögertes Prothallium 387, 562
 - , „eigentliches“ 366
 - , einkerniges 333
 - , Einteilung 324
 - , Ergrünen 336
 - , Fehlen desselben 330, 331, 434
 - , Haupttypen 324
 - , helobiales 324, 348
 - , Kernteilung 323
 - , Korkbildung 336, 366, 368
 - , laterales 328
 - , nukleares 324
 - , phylogenetische Ableitung 559, 562, 563, 566, 576, 577
 - , physiologische Bedeutung 319, 320
 - , Unterdrückung, genotypisch bestimmt 442, 443
 - , zellulares 324, 336—348
 - , zentraler Hohlraum 335
 - , zentrales 328, 348, 351
- Endospermanlage 131, 170—174, 304, 321
- Endospermbefruchtung 304—321, 586
 - , morphologische Auffassung 318—321
 - , Unterbleiben derselben 317—318
 - , Verschmelzungsfolge der Kerne 309, 576, 577

Endosperm Bildung, Arten derselben 324
 — bei parthenogenetischen Pflanzen 320, 321, 465
 — bei parthenokarpen Pflanzen 547, 548
 —, Dauer 331, 332
 —, Einfluß der Verteilung des Zytoplasmas 347
 — ohne Befruchtung 547, 548
 —, Vorseilen vor der Embryobildung 322
 — vor der Befruchtung 322, 584
 Endospermembryo 459, 477, 514
 Endospermhaustorien 361—372
 —, Aktivität und Senilität 371
 —, chalazale 363
 —, hyphenartige Auswüchse 370
 —, in die Plazenta eindringend 368
 —, Lage derselben 363
 —, Leukoplasten 369
 —, mikropylare 363, 364
 —, sekundäre 370
 —, terminale 363
 —, Verbreitung 372—384
 —, Zeit der Bildung 363, 370
 —, Zellstoffausscheidung 370—372
 Endospermkern, primärer 171, 321
 Endospermzellen, mehrkernige 335
 Endostom 53
 Endothel 61
 endotropes Wachstum des Pollenschlauches 282
 endotropes Leitgewebe 282—285
 Entleerung des Pollenschlauches 298—302
 — — —, abnormes Unterbleiben derselben 299
 Entwicklungsanregung bei Adventiv-embryonie 470—373
 —, bei Parthenogenese 465, 466, 537
 —, s. auch unter Nekrohormone
 Entwicklungstypen des Embryosackes 179 bis 189
 — — —, Verbreitung 217—244
 envelope circuse 33
 Enzyme im Pollen und im Pollenschlauche 281
 ephemere Zellplatten zwischen den Makrosporenkernen 119, 193, 194
 — — zwischen freien Endospermkernen 325
 Epidermiskappe 70
 Epiphyse 403, 406, 413, 421
 Epistase 59
 Epithel 62
 Ergastoplasma in Antipoden 165
Erigeron Karwinskianus-Typus 460
 Ernährung des Embryos 319, 336, 352 bis 354, 438
 — des Embryosackes 346, 347
 Ersatzantipoden 328
 Erythrophilie 43, 312
Euphorbia dulcis-Typus 188, 204, 205
 eusporangiat 53
 Exine des Pollens 49—52
 —, Fehlen derselben 49
 Exostom 52

Exzentrische Verteilung der Chromosomen in der heterotypischen Mitose 106, 492, 493

Fadenapparat 135—139, 518, 572
 —, Aussehen 136
 —, chemische Zusammensetzung 135, 136, 138
 —, Dauer 136
 —, Entstehung 135
 —, Funktion 138
 —, nur bei Synergiden 572
 —, Verbreitung 137, 138
 „falsche“ Kernstellung im vierkernigen Stadium des Embryosackes 203—205
 Falten des Pollens 49, 50
 fluktuierende Auslese der fungierenden Makrospore 108—114
 Fragmentation des vegetativen Kernes im Pollenschlauche 265
 freie Endospermkerne 328—330
 Furchung, Zellteilung durch 23—27, 582

gametogene Teilung 570
 Gametogenese 187, 570
Garcinia-Typus 188
 gegliederte Embryonen 395—422
 — —, Entwicklungstypen 397
 — — bei Dikotyledonen 396—417
 — — bei Monokotyledonen 417—422
 Gehülffinnen 132
 gekrümmtes Ovulum 52
 Gelostigma 280
 generativer Kern im Pollenkorn 40—48
 — — im Pollenschlauche 265—268, 585
 generative Zelle des Pollenkornes 40—46, 583
 — — im Pollenschlauche 265—268, 585
 — —, abnorme Ausbildung 449
 Griffelkanal 282
Gunnera-Typus 188

halbheterotypische Kernteilung 445, 462, 515, 516
 Haupttypen der Embryosackentwicklung 179—189, 556, 557, 577—579
 —, Verbreitung derselben 217—245
 —, Verhältnis zueinander 385—390
 haustorielle Bildungen 354
 Haustorien 57, 324, 352—372
 —, Definition 354
 —, Einteilung 354
 —, extraovuläre 366, 429
 —, Leukoplasten 369
 Hautschichteinfaltung 26
 Hautschichtneubildung 16—18
 helobiales Endosperm 324, 348—352
 — —, Ableitung vom zellularen 389
 — —, Verhältnis zu den anderen Typen 385—390
 — —, Verhalten der Basalzelle 349—351
 — —, Wandbildung 348
Helosis-Typus 460

- hemisporial 188
hemitropes Ovulum 52
heterotypische Teilung 4, 97
—, abnorme bei Bastarden 444—447
—, Überführung in eine Äquations-
teilung 461
Hieracium-Typus 460
Histogene, Differenzierung aus den Ok-
tantenzenellen 399, 401
Histostigma 280
Homöogamie 574
homöotypische Teilung 4, 97
—, Ausfall bei parthenogenetischen
Pflanzen 461
—, Unterdrückung derselben 447
—, Unterdrückung der Wandbildung
nach derselben 448
Homologisierung der Elemente des Em-
bryosackes 557—581
— der Elemente des Pollens 554—555
— des Pollenschlauches 297, 555
Hybriden, „falsche“ 491
Hypertrophie der Kerne des Antheren-
tapetums 31, 32
— der Kerne der Antipoden 163—165
— der Endospermkerne 329, 351, 362
— der Suspensorkerne 429, 432
— der Synergidenkerne 139, 140, 302, 518
Hypokotyl 396
hypokotyledonare Region 399
Hypophyse 399, 417, 423
Hypostase 59, 128
- i**ndentation 332
indirekte Ernährung des Embryos 352, 353
initial cell of the embryo sac (= weibl.
Archosporozelle) 65
Innenkutikula 57, 65, 130, 327, 346, 356,
363, 365, 369
Integument 52—56
Integumentembryo 517, 519
Integumenttapetum 62
Isthmusbildung 366, 369
- K**älte, Einfluß auf die Pollenentwicklung
447
Kallose 26, 263, 585
Kallosepfropfen 263
Kalotte 68
kamphyotropes Ovulum 52
Keimbläschen 134
Keimfähigkeit des Pollens 262
Keimling 395
Keimträger 395
Keimung des Pollens 262, 270, 279—282
— auf fremder Narbe 278
„Keimung“ der Makrosporen 117, 121
Kernhaut 61
Kernteilung im Endosperm 323—325, 336,
337
Kernverschmelzung bei der Befruchtung
302—321, 391, 586
— der Polkerne 171
- Kernverschmelzung im Antherentapetum 32
— in Antipoden 163
— in Endospermzellen 335, 547
—, Verhalten des Chromatins 312
— von Sperma- und Polkernen 309, 575,
576
—, Zytoplasmainschluß 312
Kleinkernbildung 446
kombinierte Reduktions- und Äquations-
teilung 494
Korkbildung des Endosperms 366
Kotyledonarregion des Embryos 399, 417
Kotyledonen 396, 417
—, Entstehung 396, 421, 422
—, Lage zu den primären Längswänden
des Embryos und zur Symmetrieebene
des Ovulums 400, 402
Kutikula des Embryos 360, 438
Kutikularhäute des Ovulums 57, 130, 327,
346, 363, 365, 369
Kutikularöffnung im Ovulum 57, 346
Kyanophilie 43
- l**aterale Kammer des Endosperms 351
lateral Ast bei Endospermhaustorien 363
lateral Divertikel des Embryosackes 131,
326
laterales Endosperm 328
Leiste der Synergiden 138, 139
—, ausnahmsweise an der Eizelle 139
Leitbündel im Ovulum 57, 58
leitende Elemente des Ovulums 57, 58, 168
Leitgewebe für den Pollenschlauch 282—288
Leitung des Pollenschlauches 284—288
leptosporangiat 53
Lilium-Typus 180, 203—207, 245, 247 bis
250, 578, 585
lineare Anordnung der Makrosporen 98
Lycopsis-Typus 328
- M**akrospore, Begriff 180—183, 247, 248
Makrosporen, Auskeimen mehrerer 252
—, Auslese der fungierenden Makrospore
96—120
—, Entstehung 96—98
—, Stellung 98—105
—, verschieden groß in einer Tetrade 100
—, Unterdrückung der Wandbildung 101,
118—120, 584
—, Wandbildung 96—98
—, zeitliche Entstehung 100
Makrosporenbildung 121, 180, 181, 246, 570
Makrosporenentwicklung 181, 246, 570
Makrosporenkeimung 117, 121, 246
Makrosporenkerne, freie 118, 119, 195
—, —, Stellung beim *Lilium*-Typus 203
bis 205
—, —, Stellung beim *Peperomia*-Typus 209
Makrosporenmutterzelle siehe Embryosack-
mutterzelle
Makrosporentetrade 97—120
—, Größenunterschied innerhalb derselben
104, 105

- Makrosporentetrade, nur aus drei Zellen bestehend 101—105
 —, Unregelmäßigkeiten bei parthenokarpen Pflanzen 550
 mantellager 61, 62
 Mantelschichte 62, 346
 —, Funktion 62—65
 massiver Leitstrang 382
 Massula 49
 Membran des Embryosackes 129
 — des Pollenschlauches 263
 Membranleistentypus 26
 Merogonie 473—475, 491
 Mesocyste 321
 mésodes 559
 Mesogamie 289
 Mikrophänologie 254
 Mikropylar-Apparat 325
 mikropylare Makrospore zum Embryosack werdend 105—107
 mikropylare Kammer des helobialen Endosperms 351
 Mikropyle 52, 56
 —, Fehlen derselben 56
 —, Haarbildungen in derselben 288
 —, Verwachsung derselben 290
 Mikropylenverschluß 290
 Mikrospore 4
 —, Entstehung 4—31
 —, Verhalten der Cyperaceae 43
 — siehe auch unter Pollen
 Modifikationen der Embryosacktypen 180
 monosporial 188

 Nacktes Ovulum 53
 Nährembrryo 319
 Nährhof im Endosperm 336
 Nährschicht der Chalaza 59
 Narbe 279—282
 —, Kutikula 280, 281
 —, Reaktion 280
 —, Sekretion 280
 —, Verquellungsarbe 280
 —, zellgewebige 280
 Narbenpapillen 279—281
 —, Amyloidfenster 280
 Nekrohormone 116, 117, 302, 393, 442, 465, 466, 470, 472, 499, 537, 541, 548, 549
 Nipa-Typus 188
 Normal-Typus des Embryosackes 121, 180 bis 188
 —, ob primitiv? 244—247, 556, 570
 nukleares Endosperm 324—336
 —, Amitosen 329
 —, Basalapparat 326
 —, Einfluß trophischer Verhältnisse 326 bis 328
 —, Größenunterschied der Kerne 328, 329
 —, Kernverschmelzung 329
 —, Mikropylarapparat 326
 —, synchrone Kernteilung 325
 —, Verteilung der freien Kerne 325—328
 nukleares Endosperm, Zahl der freien Kerne 331, 332
 —, zeitlicher Verlauf 331, 332
 —, Zellplattenbildung 325, 332
 —, Zellbildung 330—336
 Nuzellarembryonie, siehe Adventivembryonie
 Nuzellarkappe 60, 61
 Nuzellarsprossungen in parthenokarpen Pflanzen 549
 Nuzellus 52—55
 —, Resorption durch den Embryosack 123
 Nuzellusfortsatz 287
 Nuzellusrest 60

 Oangium 187, 570
 Obturator 286—288
 Ovoapogamie 454
 Ovulum 52—65
 —, Einteilung 53

Paphiopedilum-Typus 188
 parietale Schichte 1
 — Zelle 1, 68
 Parthenogenesis 253, 453, 457—459, 527
 —, abnorme Ausbildung des fertigen Embryosackes 463, 561
 — als direkte Folge der Bastardierung 533
 —, Bau des fertigen Embryosackes 462, 463
 —, diploide 453
 —, Embryosackentwicklung 460—469
 —, Endospermibildung 464, 465
 —, fakultative 479, 481, 488, 510
 —, generative 453, 458, 478, 480, 496, 500, 501, 524, 525
 —, haploide 453, 466
 —, induzierte 458, 459, 473, 491, 512, 526
 —, obligate 457
 —, partielle 486, 504, 508, 523
 —, somatische 453, 457, 458, 478—481, 484, 486—490, 495, 498, 500—505, 508, 510, 512—517, 521—523
 —, Ursache 530—546
 —, Verhalten der Polkerne 464
 Parthenokarpie 453, 469, 500, 534, 547 bis 553
 —, abnorme Embryosäcke 550, 552
 —, Bastardierung als Ursache 553
 —, Degenerationerscheinungen 550—552
 —, Einteilung 547
 —, Endospermibildung 548
 —, Pollenbildung unregelmäßig 552, 553
 —, Tetradenbildung unregelmäßig 550
 —, Ursachen 553
 Pathozygotie 532
 Pektinstoffe im Fadenapparat 135, 136, 138
 — in der Wand der Eizelle 134
 — in der Wand der Pollenmutterzellen 33
 — in Haustorien 371
 Pektose 26
 Penaea-Typus 188
 Peperomia-Typus 180, 188, 209—217, 245, 247, 248, 279, 584, 585

- Peperomia*-Typus, Ableitung 251—253
 Periblembildung im Embryo 399
 periphrisch-simulaner Typus des nuklearen Endosperms 334
 Periplasmodium 4, 33—38, 582
 Perisperm 53,
 perpariété 53
 petaloïde Antheren, abnormer Pollen 450
 Phänologie des Gametophyten 254—262
 Phylogenie des Gametophyten 554—581
 plasmolytischer Grenzwert 132
 Plerombbildung im Embryo 399
Plumbagella-Typus 180, 188, 207—209, 245, 254, 578, 579
 Plumula 396
Podostemon-Typus 188
 Polarisation 122, 180, 187
 Polarität des Embryosackes 131, 250—252, 564
 — des männlichen Gametophyten 555
 Polkerne 127, 131, 171, 574, 575
 —, Färbbarkeit 557
 —, keine Verschmelzung 464, 515
 —, morphologische Deutung 563, 566, 567, 574, 575, 577
 —, Sexualcharakter 575
 —, Verhalten bei der Befruchtung 321
 —, Vermehrung durch Antipoden 194, 462, 523, 560
 —, Vermehrung durch Synergiden 199, 200, 462, 560
 —, verschiedene Größe 171
 —, Verschmelzung 304, 557, 575—577
 Pollen, fertiger 48—52
 —, abnorme Kernzahl 48
 —, Austrittstellen 49, 50
 —, dreikernig 46—48, 583
 —, färberisches Verhalten der Kerne 42, 43
 —, Falten 49, 50
 —, Gestalt 49, 50
 —, Keimfähigkeit 262
 —, Keimporen 49, 50
 —, „Keimung“ 570, 280, 281
 —, Membranen 50, 51
 —, monosiphon 269
 —, polysiphon 269
 —, Unregelmäßigkeiten 445—448, 515
 —, Verbände 48, 49
 —, vielkernig 449
 —, Widerstandsfähigkeit 262
 —, Zahl der Kerne 46—48
 —, Zellkerne 40—48
 —, zweikernig 46—48, 583
 Pollendegeneration 446—450, 586
 Pollenkorn, sekundäres 277
 Pollenmutterzelle 1—31
 —, Entstehung 1—4
 —, Teilung 4—31
 —, Verhalten der Cyperaceae 5
 —, Wand 22, 26, 27, 33, 50
 Pollensackhäutchen 582
 Pollenschlauch 262—279, 555, 574
 —, abnorme Vermehrung der Kerne 265
 Pollenschlauch, abnormes Eindringen in den Embryosack 296, 574
 —, abnormes Wachstum 585—586
 —, Durchbohren der Kutikula 281
 —, Eindringen in den Embryosack 297
 —, Eindringen in den Nuzellus 57
 —, Einwirkung auf die Synergiden 297, 298
 —, Entleeren 298—300, 555
 —, geringe Widerstandsfähigkeit 262
 —, Kallosepfropfen 263, 585
 —, Membran 263, 264
 —, phylogenetische Ableitung 297, 555, 569
 —, Reiz für die Weiterentwicklung des Fruchtknotens 278
 —, Verästelung 289
 —, Verhalten an den Narbenpapillen 280, 281
 —, Verhalten auf künstlichen Nährböden 269, 270, 277, 585
 —, Verhalten im Griffel und im Fruchtknoten 278
 —, Verzweigung 269
 —, Wachstum 262, 263, 585
 —, Wachstumsgeschwindigkeit 271—279
 —, Zellkerne 265—268
 —, zwei oder mehr in den Embryosack eindringend 313
 —, Zytoplasma 264, 265
 Pollenschlauchhaustorium 289, 358—361
 Pollenschlauchkonkurrenz 279
 Pollenschlauchspitze 264
 —, Ausstoßung von Inhaltskörpern 265
 —, blasenförmige Erweiterung 277
 —, Durchbohren einer Kutikula 281
 —, Enzymausscheidung 281
 —, Tüpfel 265
 —, Wucherungen 294
 Pollensterilität 445—453, 486, 487, 490, 494, 496, 499, 504—506, 508, 511, 515, 516, 523, 528, 531, 532, 534, 552, 553, 586
 Pollentetraden 48
 Pollenurmutterzellen 1—4
 —, direkt zu Pollenmutterzellen werdend 2, 582
 Pollenverbände 48, 49
 Pollenzellbildung 4—31
 —, Furchung 23—31, 582
 —, Hautschichteinfaltung 16—18
 —, Hautschichtneubildung 16—18
 —, simultan 6—16
 —, succedan 6—16, 582
 —, successiv 6—16, 582
 Pollenzellen, Freiwerden derselben 39
 Polyembryonie 81, 428, 457, 475—477, 484—488, 490, 494—498, 500—502, 505, 517—526, 560
 —, echte 475, 476
 —, Einteilung 475—477
 —, Spaltung der Embryonalanlage 476, 487, 494, 495, 498, 500, 502

- Polyembryonie, unechte 179, 475, 480, 495, 501, 502, 524, 525
 —, Verbreitung 477—526
 — siehe auch unter Embryonalsprossung
 Polymorphismus, Beziehung zur dauernden Apomixis 530, 532, 537, 538, 542
 polysiphoner Pollen 269
 Porogamie 289
 Postament 59, 161
 prädestinierte Auslese der fungierenden Makrospore 105
 primärer chalazaler Kern 122, 123
 —, gehemmte Teilung desselben 174—176, 585
 primärer mikropylarer Kern 122, 123
 primärer Pollenkern 40—44
 primäre Wände im zellularen Endosperm 337—346
 Proembryo, Definition 395
 —, Beteiligung am Aufbau des Embryos 397—422
 Prothalliumzelle 554
 Pseudoamitosen 446, 461, 550
 Pseudoembryosack 61, 331
 pseudofécondation 318
 Pseudogamie 473, 474, 491, 494, 502
 pseudocrassinuzellat 54
 Pseudomonokotylie 426
Pyrethrum-Typus 188

Reduktionsteilung 4, 5, 97, 253
 —, abnormale bei apomiktischen Pflanzen 461, 462, 532—536
 —, abnormale bei Bastarden 444—452
 —, abnormale bei parthenokarpischen Pflanzen 552, 553
 —, keine Unterbrechung im Winter 255
 Regressionskern 461, 516
 „Reihe von drei“ 101
 Rhizoidzelle 554
 Rhodophyceen-Typus 26
 Riesenembryosack 173
 Röntgenstrahlen, Einfluß auf die Sporenbildung 447

Samenanlage 52—65
 —, abnorme als Ursache unechter Polyembryonie 475
 —, Einwirkung des Pollenschlauches auf ihre Entwicklung 278
 —, Haupttypen 52
 „Satelliten“ des sekundären Embryosackkernes 177
 Schälteil 399
 Schichtzelle 68
 Schwesterzellen des Embryosackes 115—117
Scilla-Typus 180, 188, 192—198, 245, 247, 248, 250
 Sekretionstapetum 32—34
 Selbststerilität 279
 Selbstverdauung im Endosperm parthenokarper Pflanzen 548
 simultane Teilung 6—16
 simultaner Typus des nuklearen Endosperms 335
 Solanaceen-Typus 397
 somatogene Teilung 570
 Somatogenesis 187, 570
 Spermakern 40, 265—268, 300, 304—318, 583
 —, Bewegung 306, 307
 —, Gestalt, 305, 306
 —, Größe 305
 —, mehr als zwei im Embryosacke 313 bis 315
 Spermatozoidmutterzelle 554, 555
 Spermazelle 40, 265—268, 300, 304
 —, Chloroplasten 267
 —, im Embryosacke 300
 —, im Pollen 45, 583
 —, im Pollenschlauche 265, 266
 Spezialmutterzelle 179
 Spezialwand 27
 Spindelstellung im Embryosack 123, 124, 571
 Sporenbildung 570
 sporogene Teilung 570
 sporogenes Gewebe 1, 3, 73, 74, 75
 Sporogenesis 187, 570
 Stärke im Eiapparat 133
 — im Embryosacke 171, 172, 584
 — im Ovulum 56, 57
 — im Pollenschlauche 265
 — in der Endospermanlage 171, 172
 — in Haustorien 369
 Steg 89
 sterile Ovula mit abnormen Embryosäcken 450
 Sterilitätserscheinungen als Alterserscheinungen 451
 — bei Bastarden 441—450
 — bei kultivierten Pflanzen 451—453
 — bei Pflanzen mit vegetativer Vermehrung 450, 451
 — infolge klimatischer Verhältnisse 451
 — infolge von Mutation 451
 Stigmatochromie 280
 sukdane Teilung der Pollenmutterzellen 6—16, 582
 sukdane siehe sukdane
 Suspensor 395, 428—441
 —, Chlorophyll 437
 —, Fehlen eines 430
 —, Fehlen bei Adventivembryonen 469
 —, Haupttypen 429
 —, massig 430
 —, mehrreihig 430
 —, vielkernige Zellen 435
 —, Zellinhalt 430, 431
 —, Zellkerne 429
 —, Zellmembranen 429, 438
 Suspensorhaustorium 331, 361, 428, 429
 —, äußeres 429
 —, einzelliges 432
 —, extraovuläres 429, 437
 —, Inhaltstoffe 432

Suspensorhaustorium, inneres 429
 —, Zelluloseabscheidung 441
 Symmakrospore 247
 —, vierwertige 247
 —, zweiwertige 247
 synchrone Kernteilung im Embryosack 122
 bis 124, 174
 — — Endosperm 325
 Synergiden 132—140
 —, Anheftung 132
 —, Befruchtung 314, 560
 —, Chemotaxis 285, 290, 300
 —, Entleerung des Pollenschlauches 297,
 298—300
 —, Fadenapparat 135—139, 285, 572
 —, Gestalt 132
 —, hypertrophierend 139, 140, 302, 518
 —, Leiste 138, 139
 —, mehr als zwei 463, 523, 560
 —, Membran 134, 135
 —, morphologische Deutung 563, 567, 571,
 579, 580
 —, Ortsveränderung 192, 199, 200, 504,
 560, 580
 —, Schwesterzellen 127, 250, 571, 579, 580
 —, Sekretabscheidung 300
 —, Spitzen 135
 —, Verhalten gegenüber dem Pollenschlauch
 297, 298
 —, zu Eizellen umgebildet 176, 314—316,
 560
 —, zu Polkernen werdend 192, 199, 200,
 560
 Synergidenembryo 459, 476, 488, 490, 495,
 500, 501, 513, 514, 517, 518, 520, 525,
 526, 560
 Synergidenhaustorium 355
 Synergidenkappen 136, 139
 Synkolyie 415

Tanacetum-Typus 188
 Tapetum 1, 31—39, 68
Taraxacum-Typus 460
 Teilungsschritte in der Embryosackentwick-
 lung 122—124, 245, 246, 248
 Temperatur, Einfluß auf die Pollenentwick-
 lung 447
 —, Einfluß auf das Wachstum des Pollen-
 schlauches 272, 277
 tenuinuzellat 53, 65, 66, 70
 T-förmige Stellung der Makrosporen 97, 98
 Tetradenstellung 97—100
 tetraëdrische Stellung der Makrosporen 98,
 203
 tetrasporial 188
 tetrasporischer Embryosack 181, 182
 tissu conducteur 282
 — — plein 282
 Tracheen und Tracheiden im Nuzellus 58
 Tracheiden, aus sporogenen Zellen des
 Ovulums entstehend 74, 75
 Triade der Makrosporen 101—104
 triple fusion 308

Triploidie bei apomiktischen Pflanzen 533,
 535, 538, 543
 trisporischer Embryosack 182
 trophime 321
 Trophomixis 319
 Typen der Embryoentwicklung 397
 — der Embryosackentwicklung 179—189
 — der Endospermentwicklung 324, 384 bis
 391
 — des weiblichen Archespors 71, 72

 umgebogenes Ovulum 52
 ungegliederte Embryonen 395, 422—428
 unitemisch 53
 Unverträglichkeit der Gameten 442
 unvollständige Embryonen 423
 umgekehrte Polarität des Embryosackes
 131, 132, 550, 551
 Urmutterzelle 179

 Vakuolen im Eiapparat 132
 — im Embryosack 122, 125, 180
 Vakuolisierung 122, 180, 187
 Vakuum 42
 variable Auslese der fungierenden Makro-
 spore 108, 113—115
 Vegetationspunkt des Keimlings 396, 413,
 415, 420
 vegetative Fortpflanzung 453, 535
 vegetativer Kern im Pollen 40—44
 — — im Pollenschlauch 265—268, 313
 vegetative Zelle des Pollenkorns 40—44,
 555
 verkehrt-T-förmige Stellung der Makro-
 sporen 98
 Verquellungsnahe 280
 Verschmelzung der Polkerne 304, 557,
 575—577
 Versenkung der Embryosackmutterzelle in
 den Nuzellus 68, 69
 Versenkungssuspensor 429
 Verzögerung der homöotypischen Teilung
 in der oberen Makrosporendyade 100,
 101
 Verzweigung des Pollenschlauches 269, 291
 bis 294
 Vielkernbildung 446
 Vierergruppen 250, 556, 566, 567, 577 bis
 581
 Viererreihe 182
 vierwertige Symmakrospore 247
Vittadinia-Typus 188
 Vorauseilen der Endospermibildung 322, 323
 Vorkeimanfangszelle 439
 Vorkeinträger 428, 439, 502

 Wachstumsgeschwindigkeit des Pollen-
 schlauches 271—279
 —, genotypisch bestimmt 278, 279
 —, von äußeren Umständen abhängig 272,
 277
 Wand der Pollenmutterzellen 22, 26, 27,
 33, 50

- Wandbildung im Embryosack 125—127
 — — —, Unterdrückung derselben bei
 Tulipa-Arten 207
 — im Endosperm 331, 332, 336—346, 348
 — zwischen den Makrosporen 96, 118, 119,
 193, 194, 203
 — zwischen den Mikrosporen 16—31, 582
 Wandzelle 554, 555
 Wundendosperm 322, 466, 470, 548
 Wundhormone 393
- Xenien** 304, 563
Xeniophyt 319, 576
X-Körper 301, 304
- Zeit** zwischen Befruchtung und Teilung der
 Eizelle 391, 392
 — zwischen Bestäubung und Befruchtung
 272—279
Zellbildung im Embryosack 125—127
Zellbildung im nuklearen Endosperm 330
 bis 336
 zellgewebige Narbe 180
 Zellplatten, vergängliche in Endospermen
 325, 332, 337
 —, — nach der hetero- und homöotypischen
 Teilung 26, 27, 203, 209
 Zellsaft im Embryosack 132
 Zellstoffausscheidung 372
 zelluläres Endosperm 324, 336—348
- zelluläres Endosperm, *Adoxa*-Form 338
 —, *Anona*-Form 343
 —, *Brunella*-Form 340
 —, *Callitriche*-Form 343
 —, *Ceratophyllum*-Form 344
 —, *Ericaceen*-Form 342
 —, *Lappula*-Form 339
 —, *Myosotis*-Form 346
 —, Richtung der primären Wände 337 bis
 346, 586
 —, *Scutellaria*-Form 339
 —, Verhältnis zu den anderen Endosperm-
 typen 385—391
 Zellulosebalken 370—372, 441
 Zellulosefäden 370—372
 zentrales Endosperm 328, 348, 351
 Zentralkern 171
 Zentralkerne 207
 Zweierreihe 182
 32-kerniger Embryosack 188, 217, 585
 32-kerniger Typus 188
 zweiwertige Symmakrospore 247
 Zwillingskeimling 477
 Zytomixis 448
 Zytoplasma, Einschluß bei der Kernver-
 schmelzung 312
 —, im Pollenkorn 42
 —, im Pollenschlauche 264, 265
 —, Verteilung im Embryosacke 347
 Zytoplasmaströmung im Embryosacke 307
 — im Pollenschlauche 265

Register der angeführten Familien und Gattungen der Angiospermen

(Das bei der Seitenzahl befindliche Sternchen * weist auf eine Abbildung hin)

- | | | |
|--|--|---|
| Aberia 477 | Agave 9, 240, 450 | Alyssum 68, 79, 223, 374, 399 |
| Abutilon 35 | Ageratum 286, 337, 382 | Amarantaceae 77, 141, 220, 373 |
| Acacia 16, 24, 81, 104, 110, 147, 225, 375, 430, 436* | Aglaonema 91, 158, 244, 344, 384 | Amarantus 220, 373 |
| Acalypha 221, 584 | Agraphis 89, 112, 192, 239, 383 | Amarylhidaceae 9, 37, 89, 98, 113, 156, 240, 283, 383, 389, 582 |
| Acanthaceae 50, 86, 151, 233, 379, 394 | Agrimonia 56, 129, 225, 290, 375 | Amaryllis 56, 241, 263, 522 |
| Acantholimon 149, 377 | Agrostemma 77, 220, 281, 329, 357, 358, 373, 432, 584 | Ambrosia 25, 28, 87 |
| Acanthopanax 229 | Agrostis 157, 384 | Amelanchier 110, 375 |
| Acanthophippium 13 | Ailanthus 83, 228 | Ammi 230, 498 |
| Acanthus 86, 233, 379 | Aizoaceae 77, 142, 220, 373 | Ammodenia 584 |
| Acer 31, 104, 137, 229, 257, 274, 287, 291, 330, 377, 498 | Akebia 14, 78, 222, 278 | Amomum 384 |
| Aceraceae 83, 149, 229, 377 | Alangiaceae 58, 148 | Amphicarpaea 435 |
| Achillea 87, 237, 583 | Alangium 148, 279, 283 | Amsinkia 378 |
| Acicarpa 87, 116, 152, 235, 342, 381 | Alchemilla 56, 103, 110, 116, 124, 125, 127, 129, 161, 225, 290, 291, 296, 375, 459, 461, 462, 463, 465, 476, 488—490, 528, 534, 538, 561, 580 | Amsonia 234, 381 |
| Aconitum 137, 144, 145*, 162, 168, 314, 401, 476, 560 | Alectorolophus 150, 161, 233, 345, 365, 371, 379 | Amygdalus 81, 103, 110, 225, 375, 430, 495 |
| Acorus 244, 384, 582 | Alisma 6, 37, 47, 50, 88, 119, 238, 267, 423, 432, 582 | Anacampteros 373 |
| Actaea 137, 402 | Alismataceae 6, 37, 88, 155, 238, 382 | Anacardiaceae 83, 149, 229, 376 |
| Actinidia 147, 375 | Allionia 77, 97, 102, 220 | Anagallis 231, 377 |
| Actinidiaceae 80, 147, 224, 375 | Allium 8, 16, 50, 60, 89, 124, 136, 137, 140, 155, 163, 166, 174, 178, 192, 239, 302, 314, 383, 460, 467*, 470, 472, 476, 477, 517—519, 560, 561 | Ananassa 383, 443, 548, 549, 553 |
| Actinophloeus 91, 158, 244, 384 | Alluandia 130, 377 | Anchusa 137, 150, 232, 378 |
| Adenocaulon 237 | Alnus 75, 108, 217, 255, 272, 294, 295, 372, 477, 569 | Andoninia 224 |
| Adenophora 25 | Aloë 7, 8 | Andromeda 231, 341*, 369, 377 |
| Adenostyles 88, 112, 124, 127, 238, 382 | Alopecurus 156, 242, 280, 281 | Andropogon 157, 384 |
| Adonis 97, 100, 102, 105, 123, 124, 127, 137, 144, 170, 171, 222, 258, 309, 311*, 325, 334, 374, 401, 415, 576 | Alpinia 12 | Androsace 231, 377 |
| Adoxa 87, 152, 203, 235, 260, 265, 280, 285, 298, 309, 338*, 381, 469, 502 | Alschorhia 454, 485 | Aneilema 37, 383 |
| Adoxaceae 152, 235, 381 | Alsine 358, 373 | Anemone 144, 170, 258, 259, 308, 329, 374, 395, 416 |
| Aegiceras 58, 85, 231 | Alstroemeria 9, 90, 240 | Anemonella 78, 103, 222 |
| Aegilops 12, 332, 333, 384, 448, 459, 524 | Althaea 19, 24, 26, 35, 68, 83, 227, 269 | Anemoniopsis 76, 219, 372 |
| Aegopodium 230 | | Anethum 84, 149, 230, 377 |
| Aesculus 53, 84, 229, 377 | | Angelica 84, 230 |
| Aethusa 84, 230 | | Angraecum 276 |
| Agapanthus 8 | | Anigosanthus 90, 137, 241, 582 |
| Agathosma 228, 376 | | Anoda 83, 104, 148, 228 |

- Anthemis 87, 119, 128, 171,
 191, 195, 237, 583
 Anthericum 7, 16, 38, 89,
 239, 269, 357, 417
 Antholyza 10
 Anthriscus 149, 229, 274,
 377
 Anthurium 13, 70, 91, 113,
 244, 344, 384, 582
 Anthyllis 334, 376, 435, 436*
 Antirrhinum 232, 344, 379
 Anychia 584
 Aphelandra 151, 166, 379,
 380
 Apicra 8
 Apinagia 196, 225
 Apium 149
 Aplectrum 525
 Apocynaceae 15, 54, 86, 111,
 152, 234, 381
 Apocynum 3, 15, 18, 29*,
 55*, 111, 234, 381
 Apodonthera 152, 381, 382
 Aponogeton 7, 37, 88, 238,
 382, 432
 Aponogetonaceae 7, 37, 88,
 155, 238, 382
 Apteris 425
 Aquifoliaceae 84, 149, 229,
 377
 Aquilegia 78, 144, 163, 222,
 402
 Arabis 35
 Araceae 13, 38, 70, 71, 91,
 113, 158, 159, 244, 350,
 384, 389, 430
 Arachis 376, 435
 Aralia 84, 104, 108, 111,
 117, 229, 377
 Araliaceae 62, 84, 94, 99,
 111, 149, 229, 377
 Aranjia 16, 234, 305
 Arbutus 231, 377
 Arceuthobium 3, 34, 76, 102,
 219, 273
 Archangelica 47, 334, 377
 Arctium 153, 382
 Arctostaphylos 231, 258,
 369, 377
 Arctotis 355, 382
 Ardisia 85, 231, 377, 499
 Areca 13
 Arenaria 220, 373
 Aria 375
 Arisaema 13, 38, 91, 113,
 158, 244, 262, 287, 369,
 384, 428, 430
 Arisarum 384
 Aristolochia 14, 29*, 78, 98,
 109, 114, 142, 221, 342,
 374
 Aristolochiaceae 14, 78, 109,
 142, 221, 374, 584
 Armeria 149
 Armeniaca 81, 103, 110,
 225, 375
 Armeria 177, 203, 230, 325,
 377
 Arnica 153, 160
 Artemisia 87, 508, 543, 546
 Arthropodium 240
 Arum 38, 276, 369, 384, 582
 Arundina 317
 Asarum 14, 78, 109, 142,
 221, 258, 342, 374, 548,
 584
 Asclepiadaceae 15, 33, 49,
 54, 58, 86, 111, 152, 234,
 265, 381
 Asclepias 15, 45*, 47, 86,
 97, 111, 234, 265, 267,
 269, 300, 331, 332, 381,
 576
 Asimina 14, 78, 97, 221,
 342, 374
 Asparagus 9, 331, 383, 520
 Asperugo 123, 232, 339, 378
 Asperula 111, 129, 152, 235,
 381, 434*, 438
 Asphodeline 7
 Asphodelus 7, 383
 Aspicarpa 228, 496
 Astelia 9
 Aster 25, 73*, 87, 94, 95,
 99, 112, 116, 166, 169,
 236, 468, 503, 504, 546,
 573
 Astilbe 3, 80, 110, 224, 375
 Astragalus 376
 Astrantia 100, 134, 149,
 159, 229, 377
 Atamosco 132, 137, 178,
 455, 462, 464, 473, 521*,
 522, 543, 561
 Atherurus 244
 Atriplex 373, 433
 Atropa 150, 232, 379
 Aucuba 84, 111, 116, 229,
 377, 498, 549, 582
 Avena 12, 47, 118, 156, 157,
 183, 242, 305, 384
 Avicennia 233, 380
 Azorella 583, 585
 Balanophora 76, 130, 141,
 161, 219, 342, 373, 425,
 464, 477, 482, 483*, 484,
 569, 574
 Balanophoraceae 53, 54, 76,
 141, 219, 373, 422
 Ballota 233, 365, 366, 380
 Balsaminaceae 84, 149, 229,
 377
 Bambusa 12, 157, 159, 162,
 164, 242
 Banisteria 497
 Baptisia 334
 Barbarea 79, 94
 Barleria 379
 Barringtonia 426
 Bartonina 374
 Bartschia 379
 Basella 373, 584
 Basellaceae 142, 373, 584
 Batrachium 15, 100, 222,
 374
 Begonia 80, 224, 281, 375
 Begoniaceae 80, 146, 224,
 375
 Bellevalia 329
 Bellidiastrum 236, 583
 Bellis 112, 116, 159, 160,
 236, 382, 404, 407, 573
 Beloporone 379
 Benincasa 137, 236, 381
 Benthamia 84, 111, 229
 Berberidaceae 14, 79, 135,
 144, 162, 163, 164, 170,
 222, 374
 Berberis 50, 257, 374, 444,
 487
 Berteroa 129
 Bertolinia 226, 376
 Berzelia 224
 Beta 23, 77, 220, 358, 373,
 582, 584
 Betonica 380
 Betula 53, 70, 75, 108, 115,
 140, 217, 255, 272, 277,
 285, 291*, 294, 295, 372
 Betulaceae 58, 74, 92, 108,
 128, 140, 167, 217, 295,
 372
 Bidens 145*, 153, 160, 237,
 382
 Bifora 149, 230
 Bignonia 86, 233
 Bignoniaceae 86, 151, 233,
 366, 380, 394
 Billbergia 90, 241
 Biserrula 376
 Blainvillea 382, 586
 Bletia 243, 249, 276
 Bletilla 13, 26
 Blumenbachia 224, 374, 393
 Bocconia 334, 374, 439
 Boissduvalia 105, 227, 290,
 376
 Bomarea 9, 90, 156, 241,
 383
 Boraginaceae 1, 3, 58, 85,
 130, 150, 171, 232, 357,
 378, 388
 Borago 85, 150, 232, 326,
 327*, 328, 378, 411, 427,
 430
 Bougainvillea 584
 Bowlesia 94, 583, 585
 Brachysiphon 226, 376

- Brasenja 79, 97, 222, 374
 Brassica 24, 446
 Briza 157, 242
 Bromeliaceae 10, 90, 156, 241, 383, 389
 Broughthonia 175, 243
 Bruckenthalia 378
 Brugmansia 103, 222, 278
 Bruguiera 82, 130, 148, 226
 Brunchesia 228
 Brunella 233, 340, 342, 347, 365, 366, 380
 Bruniaceae 81, 147, 224
 Brunia 224
 Brunswigia 56
 Bryanthus 377
 Bryonia 5, 235, 448, 454, 503
 Bryonopsis 236, 381
 Bryophyllum 80, 224
 Buddleia 57, 86, 234, 368, 381
 Buddleiaceae 86, 151, 234, 381
 Bulbine 7
 Bulbocodium 260
 Buphane 90, 241
 Bupleurum 230, 329, 377
 Burmannia 3, 10, 34, 47, 98, 102, 127, 156, 241, 280, 297, 302, 323, 349*, 350, 371, 383, 424, 425, 459, 461—464, 471*, 476, 523, 561
 Burmanniaceae 10, 90, 156, 241, 350, 383, 389, 422, 424
 Butomaceae 6, 37, 88, 155, 238, 382
 Butomus 3, 6, 37, 50, 70, 71, 88, 97, 137, 238, 267, 348, 349*, 350, 382, 582
 Buxaceae 77, 142, 221, 373
 Buxus 77, 142, 221, 373
 Byblis 107, 111, 233, 366, 370, 380
 Cabomba 15, 79, 97, 110, 114, 222, 374, 415
 Cacalia 153, 163, 382
 Cactaceae 55, 77, 142, 172, 220, 273, 277, 298, 373
 Caelebogyne 469, 470, 485, 548
 Caesalpinia 104, 225, 376
 Cajophora 224, 375
 Calandrinia 220, 373, 584
 Calanthe 13
 Calendula 153, 238, 355, 382, 404
 Callipeltis 111, 152, 165, 235, 356, 381, 410, 434*, 438
 Callitrichaceae 77, 142, 221, 373
 Callitriche 221, 343*, 373
 Calluna 231, 369, 371, 377, 378
 Calopogon 5, 13, 47, 91, 120, 183, 243
 Calostema 521
 Caltha 78, 103, 109, 142, 143*, 144, 222, 332, 334, 374, 402
 Calycanthaceae 14, 23, 78, 93, 109, 144, 374
 Calycanthus 14, 23, 31, 50, 70, 78, 374, 461, 464, 486
 Calycera 381
 Calyceraceae 87, 152, 235, 381
 Calyptrocalyx 158
 Camellia 80, 147, 280
 Campanula 25, 50, 137, 236, 281, 342, 382
 Campanulaceae 25, 57, 62, 87, 152, 236, 269, 382, 389, 394
 Cananga 14, 73, 221
 Canna 12, 49, 91, 101, 105, 242, 283, 335, 384, 532
 Cannabaceae 23, 75, 140, 218, 372
 Cannabis 23, 75, 140, 218, 372, 479
 Cannaceae 12, 91, 157, 242, 384
 Capnophyllum 230
 Capparis 280
 Caprifoliaceae 25, 36, 86, 152, 234, 381
 Capsella 24, 26, 94, 137, 146, 161, 223, 374, 398*, 399, 402, 433
 Cardamine 72, 79, 94, 95, 129, 223, 274, 446—448
 Cardiospermum 377
 Carduus 382, 583
 Carex 11, 43, 156, 242, 262, 384, 523
 Carica 24, 80, 104, 110, 146, 176, 207, 223, 374, 477, 488, 549, 582
 Caricaceae 24, 80, 110, 146, 223, 374
 Carludovica 13
 Carpinus 74, 92, 108, 255, 269, 272, 277, 294, 295, 305, 306, 358, 372, 569, 575
 Carum 149, 163, 230, 274, 310, 377, 392, 410
 Carya 75, 218, 269, 273, 295, 372
 Caryophyllaceae 23, 50, 77, 109, 142, 220, 357, 373, 584
 Caryota 13
 Cassandra 377, 378
 Cassia 104, 108, 225, 376, 477
 Cassiope 377, 378
 Cassytha 78
 Castalia 53, 79, 222, 374, 415
 Castanea 75, 108, 140, 218, 295, 358
 Casuarina 68, 73*, 92, 95, 108, 109*, 115, 128, 135, 140, 167, 217, 269, 294, 295, 296, 316, 322, 358, 372, 569
 Casuarinaceae 58, 73, 108, 140, 217, 295, 372
 Catalpa 366, 380
 Catananche 153
 Celastraceae 84, 149, 229, 377
 Celosia 50, 220, 373, 477
 Celsia 25, 32, 85, 232, 339, 379, 446, 447
 Celtis 75, 141, 218, 256, 273, 372
 Centaurea 153, 238, 382, 583
 Centradenia 35, 376
 Centranthus 36, 125, 152, 235, 337, 338*, 339, 381
 Centrolepidaceae 90, 242, 384
 Centrolepis 90, 242, 384
 Centunculus 377
 Cephalanthera 13, 276
 Cephalaria 502
 Ceramanthus 190, 191, 221, 373
 Cerastium 65, 77, 103, 220, 432, 475
 Cerasus 103, 225, 375
 Ceratiola 378
 Ceratocephalus 103, 222, 374
 Ceratonia 376
 Ceratophyllaceae 15, 79, 110, 144, 222, 374
 Ceratophyllum 15, 49, 79, 110, 222, 344, 347, 374, 396, 415, 430
 Ceratostigma 207—209, 230, 377
 Ceratotheca 380
 Cercis 110, 116, 226, 257, 376, 435
 Cereus 273, 373
 Cerinthe 131, 150, 232, 328, 378
 Ceriops 82, 148, 226
 Ceropegia 16, 234
 Cestrum 232
 Chaerophyllum 229, 499
 Chamaedorea 13, 91, 158, 244

- Chamaeorchis 175, 384, 437
 Cheiranthus 134, 476
 Chelidonium 334, 374, 439
 Chenopodiaceae 23, 77, 141, 220, 373, 584
 Chenopodium 50, 220, 373, 410, 411*, 412
 Chimaphila 377, 424
 Chimonanthus 14, 23, 78, 280
 Chlora 32, 151
 Chloranthaceae 76, 108, 141, 219, 372
 Chloranthus 49, 76, 108, 219
 Chloris 157
 Chlorophytum 7, 46, 47, 89, 239, 266
 Chondrilla 382, 512
 Chorozema 226
 Christisonia 86, 111, 233, 380
 Chrysacoma 153
 Chrysanthemum 25, 72, 87, 94, 112, 237, 356, 583
 Chrysosplenium 80, 224, 375, 433
 Cicer 435, 436*
 Cichorium 153, 355, 382, 404
 Cicuta 230
 Cineraria 153, 237
 Cinnamomum 3, 14, 78, 222
 Circaea 60, 106, 227, 269
 Cirsium 26, 238, 382
 Cistaceae 80, 97, 110, 136, 146, 223, 293, 299, 329, 374
 Cistus 80, 96, 100, 137, 146, 167, 223, 374, 488
 Citrullus 100, 236, 381
 Citrus 3, 228, 274, 376, 416, 445, 469, 471*, 497
 Cladanthus 87
 Cladopus 196, 225
 Clarkia 106, 227, 269, 290
 Clavija 84, 104, 149, 231
 Claytonia 220, 373, 432
 Clematis 103, 144, 163, 165, 170, 222, 305, 374
 Clethra 85, 231, 369, 377
 Clethraceae 85, 150, 231, 377
 Clintonia 183, 191, 240, 247, 383
 Clivia 9, 89, 137, 265, 383
 Clusia 488
 Cneoraceae 83, 148, 228, 376
 Cneorum 83, 148, 228, 298, 376
 Cobaea 25, 36
 Cochliostema 37
 Cocos 585
 Codiaeum 190, 191, 221
 Codonopsis 282, 382
 Coelia 13
 Coeloglossum 102, 243, 262
 Coelogyne 243
 Coffea 87, 107, 111, 118, 119, 128, 235, 275, 278, 298, 300, 309, 381, 452, 475, 502
 Colchicum 7, 68, 89, 108, 239, 263, 277, 313, 383, 392
 Coleanthus 116, 157, 163, 164, 242, 384
 Colutea 328, 334, 335, 376
 Combretaceae 82, 148, 376
 Commelina 11, 37, 90, 241, 383
 Commelinaceae 11, 37, 90, 156, 241, 383, 422
 Compositae 1, 25, 36, 47, 58, 62—64, 72, 87, 93, 94, 97, 112, 116, 120, 138, 153, 159—164, 167, 170, 179, 236, 288, 307, 338, 339, 348, 355, 356, 382, 389, 404, 405, 468, 583
 Conium 84, 94, 230
 Convallaria 9, 16, 33, 47, 89, 112, 193, 240, 263, 270
 Convolvulaceae 25, 85, 150, 231, 378
 Convolvulus 25, 69, 85, 92, 135, 150, 231, 274, 378, 500
 Conyza 237, 382
 Cooperia 90, 156, 240, 383
 Corallia 376
 Coralliorrhiza 175, 243, 262, 437, 525
 Corchorus 83, 228
 Cordia 232
 Cordyline 8, 240
 Corema 378
 Coriandrum 230
 Coriaria 84, 149, 229
 Coriariaceae 84, 149, 229
 Corispermum 373
 Cornaceae 84, 93, 111, 149, 229, 377
 Cornucopiae 90, 156, 242
 Cornus 84, 119, 195, 229, 258, 377
 Coronilla 334, 376
 Corrigiola 358, 584
 Cortusa 84, 97, 231, 377
 Corydalis 142, 143*, 145, 164, 259, 325, 332, 334, 335, 374, 425, 426, 439
 Corylopsis 257
 Corylus 50, 58, 74*, 75, 92, 95, 103, 115, 135, 162, 255, 269, 273, 295, 372
 Corynocarpus 322, 376
 Corytholoma 233, 340, 366, 380, 475
 Cosmidium 153, 160, 163, 164, 168, 237
 Cosmos 25, 153, 160, 168, 237
 Costus 12, 50, 157, 242, 384
 Cotoneaster 334, 375
 Cotula 237, 318, 382
 Cotylanthera 132, 152, 381, 501
 Crassocephalum 153, 163, 237
 Crassulaceae 80, 147, 224, 375
 Crataegus 103, 225, 286, 375, 448, 552
 Crepis 26, 153, 238, 288, 382, 474
 Crinum 9, 53, 90, 137, 156, 240, 336, 383, 522
 Crocus 9, 42, 49, 90, 123, 125, 134, 135, 137, 156, 173, 241, 261, 265, 267, 275, 277, 283, 299, 452
 Crossandra 379
 Crotalaria 269, 299, 376, 476, 495
 Croton 56, 220
 Crucianella 87, 119, 152, 195, 235, 356, 381
 Cruciferae 1, 24, 35, 72, 79, 93, 94, 110, 129, 146, 223, 329, 336, 374, 398—400, 402
 Cryptanthus 10, 33
 Cryptophragmidium 380
 Cucumis 19, 50, 152, 359, 381, 503, 549, 582
 Cucurbita 21*, 25, 27, 43, 50, 87, 137, 236, 269, 334, 359, 360, 381, 382, 502, 544, 557
 Cucurbitaceae 19, 25, 87, 125, 152, 172, 235, 269, 271, 289, 334, 359, 381
 Culecitium 99*, 112, 237
 Cuphea 147, 226
 Curculigo 9, 37, 90, 130, 240, 357
 Curcuma 12
 Cuscuta 3, 69, 85, 92, 135, 150, 231, 378, 426
 Cuscutaceae 85, 231, 378
 Cyanastraceae 240, 383
 Cyanastrum 240, 383
 Cyclamen 274, 377
 Cyclanthaceae 13, 381
 Cyclanthera 236, 264*, 275
 Cyclanthus 13
 Cydonia 81, 103, 110, 225, 375
 Cymbidium 13, 276

- Cynanchum* 234, 280, 381, 502
Cynodon 157, 159, 161, 384
Cynoglossum 97, 101, 150, 232, 378
Cynomoriaceae 76, 141, 219, 373
Cynomorium 56, 76, 97, 141, 159, 219, 273, 290, 373, 427
Cyperaceae 5, 11, 43, 50, 90, 156, 242, 276, 384
Cyperus 242, 384
Cypripedium 12, 113, 192, 198, 199*, 242, 262, 276, 305, 330, 384, 423, 430, 524, 560, 580
Cyrtanthus 89, 240, 275
Cytinus 107, 222, 274, 424
Cytisus 81, 104, 226, 334, 435, 436*
Daboecia 377
Dactylis 157
Dahlia 25, 63, 104, 153, 160, 237, 382
Damasonium 281
Dampiera 585
Daphne 24, 26, 47, 97, 111, 133, 147, 159, 226, 257, 376, 453
Daphnopsis 147, 159, 226
Dasylirion 174, 383, 520, 548
Datisca 80, 146, 224, 375, 549
Datisceae 80, 146, 224, 375
Datura 2*, 25, 33, 150, 267, 272, 274, 342, 379, 409, 459, 501, 532
Daucus 149, 230
Davidia 82, 148, 376
Delphinium 14, 26, 78, 100, 176, 178, 222, 306, 315, 402, 477, 486, 560, 561
Dendrobium 276
Dendrochilum 423
Dendrophthora 76, 477, 481, 482
Dentaria 95
Dianella 7
Dianthus 77, 432
Diapensia 85, 231, 258, 378
Diapensiaceae 85, 150, 231, 378
Dicentra 222
Dichorisandra 37
Dicraea 201*, 202, 225, 433, 434*, 577, 578
Dictamnus 228, 376
Dictyostegia 425
Didiscus 84, 94, 149, 159, 229, 377
Dieffenbachia 38, 91, 107, 113, 158, 193, 244, 384
Diervillia 50
Digitalis 59, 232, 283, 339, 365, 367*, 371, 379
Dilleniaceae 146
Dimorphotheca 355, 382
Diodia 87, 137, 152, 159, 235, 381, 438
Dioscorea 10, 90, 100, 113, 156, 241, 317, 383, 427
Dioscoreaceae 10, 90, 113, 156, 241, 383, 422
Diospyros 62, 64, 69, 85, 97, 150, 176, 231, 378, 500, 548, 549
Diplachne 157, 384
Dipsacaceae 25, 36, 58, 62, 87, 152, 235, 338, 381
Dipsacus 36, 152
Dirca 147
Disciphania 487
Distichia 241, 383
Dodecathion 231, 377
Dodonaea 477
Doronicum 36, 237
Dorstenia 75, 102, 140, 218, 372, 478
Draba 47, 79, 94, 223, 361, 374
Dracaena 8, 240
Dracocephalum 380
Drimyopsis 8, 47, 98, 239
Drimys 50, 79, 221, 374
Drosera 16, 24, 80, 137, 138, 223, 374, 445
Droseraceae 24, 80, 146, 223, 374
Drusa 84, 94, 214, 229
Dryas 290
Drymaria 373, 584
Drypis 373
Dypsisa 158
Ebenaceae 53, 85, 150, 231, 378
Ecballium 235
Eccremocarpus 380
Echeveria 267
Echinocactus 373
Echinocystis 236
Echinodorus 88, 119, 238
Echinops 58, 153, 382, 583
Echinopsis 373
Echium 123, 150, 351, 378
Edwardsia 226
Ehrharta 157, 242, 384
Eichhornia 9, 32, 47, 48, 89, 118, 137, 240, 265, 383, 521
Elaeagnaceae 82, 111, 147, 226, 376
Elaeagnus 104, 226, 376
Elaeoselinum 230, 377
Elatinaceae 80, 146, 223, 583, 585
Elatine 80, 223, 583, 585
Elatostema 76, 108, 218, 372, 461, 462, 464, 465, 480, 481, 527, 530
Elettaria 157, 384
Eleusine 384
Elodea siehe *Helodea*
Elymus 157, 242
Emex 373
Emilia 112, 154*, 238, 382
Empetraceae 85, 150, 231, 378
Empetrum 85, 231, 258, 341*, 371, 378, 469, 476, 500
Enalus 155, 382, 432
Endymion 267, 305, 306, 315*
Enkianthus 378
Entelea 47, 83, 124, 126, 127, 228, 279, 376
Epacridaceae 85, 150, 231, 342, 378, 393
Epacris 85, 150, 231, 341*, 378
Epidendrum 243, 276, 298, 313, 431*, 437
Epigaea 258, 377, 378
Epilobium 41, 60, 82, 105, 106, 116, 137, 189, 227, 269, 290, 299, 376, 442, 444, 447, 449, 561
Epimedium 14
Epipactis 40, 105, 176, 243, 249, 276, 423, 430, 431*
Epiphegus 124
Epiphyllum 373
Epirrhizanthes 83, 148, 228, 376, 408, 498
Eranthemum 379
Eranthis 125, 144, 259, 334, 335, 374
Eremurus 7
Erica 276, 369, 377, 378
Ericaceae 48, 85, 150, 231, 270, 342, 363, 369, 377
Erigenia 426
Erigeron 6, 25, 87, 94, 112, 124, 129, 153, 194, 217, 236, 237, 250, 305, 312, 320, 382, 462, 464, 504, 536, 542, 543, 583
Eriocaulaceae 11, 90, 113, 156, 242, 384
Eriocaulon 11, 90, 113, 156, 242, 384, 426, 523
Eriophorum 43
Erodium 376, 406, 407
Erophila 487
Eryngium 149, 159, 229, 377

- Eryobotrya 110, 225
 Erythraea 32, 97, 125, 151, 234, 302, 381
 Erythrina 116
 Erythronium 47, 124, 239, 260, 383, 428, 432, 519, 520
 Erythroxylaceae 83, 148, 228, 376
 Erythroxylum 83, 148, 228, 376
 Eschscholtzia 334, 374, 439
 Esenbeckia 497
 Eucharis 9, 90, 100, 102, 241
 Eugenia 496
 Eulalia 157
 Eupatorium 6, 16, 116, 124, 125, 153, 160, 236, 337, 382, 461, 464, 505, 506, 507*, 508, 536, 543
 Euphorbia 34, 56, 77, 102, 103, 137, 142, 204, 205, 210*, 213, 214, 221, 250, 251, 334, 361, 373, 403, 469, 477, 485, 565, 571, 577
 Euphorbiaceae 34, 56, 58, 77, 109, 142, 214, 220, 247, 251, 286, 288, 373, 584
 Euphrasia 232, 345, 365, 379
 Eustrephus 9
 Evonymus 84, 134, 149, 229, 377, 498
 Exacum 151
 Excoecaria 477
 Fagaceae 58, 75, 92, 108, 128, 140, 167, 218, 295, 358, 372
 Fagopyrum 23, 76, 273, 334, 373
 Fagus 75, 108, 140, 162, 218, 273, 295, 358, 477
 Fallugia 290
 Farmeria 200, 225
 Fatsia 84, 104, 111, 117, 229
 Fedia 36, 235, 318, 337, 340, 381
 Ferula 84, 230
 Ferulago 84
 Fevillea 235, 381
 Ficaria 60
 Ficus 56, 75, 140, 218, 290, 291*, 372, 393, 477, 478, 547
 Fiurina 11, 43
 Flagellaria 10, 17
 Flagellariaceae 10
 Fleurya 372
 Foeniculum 84, 230, 499
 Forsythia 62
 Fothergilla 256
 Fourcraea 584
 Fourcroya 89, 130, 240, 357, 450, 451, 584
 Fragaria 103, 110, 225, 290, 474, 491
 Frankoa 80, 110, 224, 375
 Fraxinus 258, 275, 381
 Freesia 10
 Fritillaria 8, 16, 50, 89, 171, 206, 239, 303, 306, 309, 310, 323, 329, 383
 Fuchsia 49, 52, 60, 105, 131, 177, 227, 251, 269, 550, 551*, 561
 Fumana 80, 137, 223, 374
 Fumaria 146, 223, 334, 374, 439
 Funkia 134, 137, 155, 467*, 469, 472, 520
 Gagea 8, 31, 155, 261, 300, 309, 312, 314, 383, 447, 576, 585
 Galanthus 9, 89, 102, 103*, 240, 261, 263, 329, 335, 383
 Galatella 155
 Galega 334, 376, 435, 436*
 Galeopsis 59, 86, 233, 365, 366, 367*, 380
 Galinsoga 153, 237, 382
 Galium 152, 165, 235, 335, 355, 356, 381, 438
 Galtonia 8, 16, 112, 239, 383
 Garcinia 80, 97, 99, 133*, 137, 147, 191, 192, 224, 318, 375
 Gasteria 8, 89, 98, 101, 155, 239
 Gastrodia 91, 192, 243, 276, 305, 458, 525, 560, 580
 Gaultheria 377
 Gaura 60, 137
 Gaylussacia 378
 Gazania 355
 Geissoloma 147, 226
 Geissolomataceae 147, 226
 Genlisea 233, 380
 Gentiana 4, 36, 38, 97, 100, 125, 139, 151, 159, 162, 168, 234, 356, 381
 Gentianaceae 36, 65, 86, 151, 159, 163, 164, 234, 381
 Geraniaceae 35, 83, 148, 228, 376
 Geranium 35, 228, 376, 406
 Gesneriaceae 57, 86, 130, 151, 233, 340, 366, 380, 394, 407, 585
 Geum 103, 225, 290, 375, 403, 406, 407*, 411
 Gilia 232, 328, 378
 Girardinia 56
 Gladiolus 10, 50, 56, 135, 137, 283
 Glaucium 334, 374, 439, 487
 Glauz 231, 377
 Glechoma 403
 Gleditschia 104, 225, 376
 Globularia 86, 151, 233, 370, 381
 Globulariaceae 62, 86, 151, 233, 381
 Glochidion 190, 220, 373
 Gloriosa 7, 89, 99*, 112, 115, 239, 383
 Glossocoma 382
 Gloxinia 275
 Gnaphalium 155, 159, 160, 237, 306, 382
 Gnidia 147, 226
 Godetia 24, 31, 60, 82, 100, 105, 106, 134, 137, 227, 265, 444, 446
 Gomphocarpus 15, 234, 305
 Gomphrena 220, 477
 Goniolimon 377
 Goniostema 86, 234
 Goodeniaceae 382, 585
 Goodyera 243, 276, 393, 423, 431*, 437, 525
 Gossypium 24, 446, 448
 Gramineae 5, 12, 49, 69, 70, 90, 156, 159, 161, 163, 164, 170, 242, 263, 272, 276, 384, 419, 451
 Grevillea 134
 Grielum 334
 Grindelia 112, 153, 160, 166, 236, 356, 382
 Gronovia 224
 Gunnera 82, 181, 183, 211, 213, 216, 227, 246, 252, 290, 337, 376, 427, 496, 570, 577, 585
 Gunneraceae 82, 227, 376
 Guttiferae 80, 110, 147, 224, 375
 Gyanura 153, 163
 Gymnadenia 102, 124, 138, 243, 276, 437, 475, 525
 Gymnocladus 376
 Gynierum 157
 Gypsophila 103, 220, 373, 432, 584
 Gyrostachys 113, 116, 120, 124, 138, 175, 176, 183, 243, 249*
 Habenaria 100, 243, 438, 525
 Haberlea 340, 380, 585

- Hablitzia 220, 373
 Haemanthus 9, 42, 89, 137, 156, 241, 535
 Haemodoraceae 9
 Halenia 151
 Halimium 80, 110, 137, 223, 298, 308, 374
 Halorrhagidaceae 82, 227
 Hamamelidaceae 23, 77, 142, 221, 374
 Hamamelis 23, 77, 221, 256, 274, 277, 331, 374
 Haworthia 8, 89, 239
 Hebenstreitia 232, 379
 Heckeria 76, 141, 372
 Hedera 84, 229, 377, 404
 Hedyosmium 76, 102, 219, 342, 372, 548
 Hedysarum 334, 376
 Heeria 227, 376
 Helecharis 11, 43
 Helianthemum 80, 96, 100, 110, 124, 137, 146, 223, 298, 305, 308, 374, 410, 488, 578
 Helianthus 25, 36, 137, 138, 153, 160, 166, 168, 237, 288, 301, 306, 308, 355, 356, 382, 404
 Helichrysum 318
 Heliopsis 237
 Heliconia 12
 Heliosperma 358
 Heliotropiaceae 54, 346, 394
 Heliotropium 85, 150, 232, 371, 378
 Helleborus 144, 222, 259, 374, 401, 430, 582
 Helodea 3, 7, 42, 47, 116, 238, 267, 313, 323, 348, 382, 432
 Heloniopsis 89, 155, 350, 383
 Helosis 76, 141, 176, 202, 219, 373, 477, 484
 Hemerocallis 7, 17, 44, 89, 239, 265, 329, 383, 446, 449, 450
 Hepatica 103, 137, 222, 259
 Heracleum 84, 149, 230, 377, 583
 Herminium 102, 161, 171, 243, 437
 Herniaria 373, 584
 Hesperis 24, 28, 47
 Heteractia 422, 430
 Heteranthera 9, 98, 240, 383
 Heteropteryx 497
 Heuchera 80, 81, 137, 375
 Hevea 118, 220, 273, 373
 Hibbertia 146
 Hibiscus 35, 228, 269, 334, 376
 Hicoria 273
 Hieracium 5, 6, 16, 153, 238, 382, 448, 461, 464, 465, 467*, 468, 476, 477, 506, 512, 513*, 514—516, 530, 531, 534—536, 540 bis 546, 548
 Himantoglossum 12, 28, 39, 40, 47, 49, 51, 65, 66*, 97, 243, 262, 276, 278, 317, 423, 437
 Hippeastrum 241, 269, 270, 275, 283, 383
 Hippocastanaceae 58, 84, 229, 377
 Hippocrepis 334, 376
 Hippophaë 104, 226, 376
 Hippuridaceae 82, 148, 227, 376, 393
 Hippuris 61, 82, 148, 227, 313, 339, 376, 403
 Holboellia 78
 Holosteum 584
 Homalonema 193, 244
 Hordeum 157, 384
 Hosta 7, 239
 Hottonia 231, 335, 377
 Houstonia 25, 100, 129, 235, 281, 297, 381, 438
 Houttuynia 23, 76, 102, 219, 372, 461, 481
 Humulus 31, 75, 102, 140, 218, 273, 329, 372, 458, 478—480
 Hyacinthus 48, 89, 133, 263, 288, 313, 450
 Hybanthus 80, 146, 223
 Hydnora 78, 222, 395
 Hydnoraceae 78, 144, 222, 424
 Hydrobium 200, 225
 Hydrocharis 582
 Hydrocharitaceae 7, 88, 155, 238, 382
 Hydrocleis 6, 88, 238
 Hydrocotyle 229, 287
 Hydrolea 105, 232, 378, 549
 Hydromystris 238
 Hydrophyllaceae 64, 85, 150, 232, 345—348, 363, 368, 378, 388, 394
 Hydrostachyaceae 81, 147, 225, 375
 Hydrostachys 81, 97, 100, 105, 137, 147, 225, 275, 441
 Hymenocallis 9, 383, 522
 Hyoscyamus 150, 232, 351, 352, 379, 388, 409
 Hypecoum 50, 334, 374, 396, 433, 438
 Hypericum 53, 80, 110, 147, 224, 309, 375, 410
 Hypochaeris 153, 465, 548
 Hypoxis 9, 37, 47, 90, 156, 241, 249, 349*, 350, 383
 Ilex 84, 149, 229, 342, 377
 Impatiens 3, 38, 84, 101, 137, 229, 377
 Ipomoea 25, 28, 42
 Iridaceae 9, 26, 90, 156, 241, 383
 Iris 5, 9, 26, 90, 125, 137, 241, 269, 271, 275, 277, 283, 314, 383, 443, 475, 476, 560
 Isoplepis 11, 43
 Ixia 10, 137
 Ixiolirion 9, 32, 47, 89, 156, 241, 288, 349*, 350, 351, 383
 Ixora 152, 235
 Jasminum 86, 111, 137, 234
 Jeffersonia 79, 97, 117, 222
 Juglandaceae 75, 92, 108, 140, 218, 295, 372
 Juglans 46, 75, 108, 115, 135, 218, 268, 269, 286, 293*, 294, 295, 297, 300, 301, 305, 313, 372, 564
 Julianiaceae 58
 Juncaceae 10, 49, 90, 156, 170, 241, 383, 389
 Juncus 101, 121, 241, 350, 383, 418
 Jussiaena 60, 106, 116, 190*, 227, 361, 376
 Kalmia 231, 377
 Kerria 81, 110, 225
 Kitaibelia 35
 Klugia 64, 233, 345, 366, 380, 402
 Knautia 36, 60, 152, 160, 235, 381, 583
 Kniphofia 8
 Kochia 373
 Koeleria 157, 242
 Koenigia 47, 219, 373, 408
 Krynitskya 339, 378
 Labiatae 3, 57, 64, 65, 86, 123, 130, 161, 233, 304, 340, 346, 363, 365, 366, 380, 394, 403, 407
 Lacistema 76, 102, 219, 372
 Lacistemonaceae 76, 141, 219, 372
 Lactuca 4, 26, 32, 36, 153, 238, 275, 288, 318
 Laeganthie 281
 Laelia 276
 Lagascea 382
 Lagenandra 61, 288

- Lagenaria 124, 236, 334
 Lamium 86, 233, 365, 366,
 380, 405—407
 Lapsana 153, 382
 Langsdorffia 373, 484
 Lapageria 49
 Laportea 372
 Lappula 232, 338, 339, 347,
 378, 388
 Lardizabalaceae 14, 78, 144,
 222, 278
 Laserpitium 149, 230, 377
 Lathraea 25, 27, 85, 111,
 134, 233, 275, 365, 366,
 379
 Lathyrus 24, 26, 28, 226,
 270, 376
 Lauraceae 14, 78, 93, 144,
 222
 Lauremburgia 227
 Lavatera 69, 83, 148, 227,
 376
 Lawia 191, 195, 196, 197*,
 202, 225, 317
 Lebetanthus 371, 378
 Ledum 231, 258, 342, 369,
 377
 Leguminosae 1
 Leiphaimos 152, 381
 Leitneria 75, 140, 218, 255,
 372, 427
 Leitneriaceae 75, 140, 218,
 372
 Lemna 13, 38, 91, 158, 244,
 384
 Lemnaceae 13, 38, 91, 158,
 244, 384
 Lennoa 378, 428, 585
 Lennoaceae 378, 585
 Lens 435
 Lentibulariaceae 86, 111, 151,
 233, 358, 366, 380
 Leontodon 26, 32, 36
 Lepidium 133, 146, 161, 374,
 399, 458
 Lepidoceras 373
 Leptosiphon 361, 378
 Lepyrodielis 358, 584
 Leucanthemum 153, 356
 Leucocjum 137, 261, 263,
 275, 329, 383
 Levisticum 230, 305, 306,
 313
 Ligularia 153, 154, 163, 238,
 382
 Lilaea 7, 37, 88, 238, 382
 Liliaceae 5, 7, 17, 88, 112,
 155, 239, 283, 308, 383,
 389, 582, 584, 585
 Lilium 8, 16, 33, 40—43,
 47, 48, 50, 56, 89, 124,
 125, 138, 171, 178, 181,
 203—206, 239, 265—267,
 270, 271, 275, 277, 283,
 300, 301, 303, 306, 307,
 309, 310, 314, 323, 325,
 329, 370, 383, 447, 476,
 520, 560, 577
 Limnanthaceae 58, 83, 148,
 228, 376
 Limnanthemum 234, 381
 Limnanthes 83, 133*, 137,
 139, 148, 161, 163, 170,
 177, 206, 228, 302, 326,
 333, 355, 376
 Limnocharis 6, 88, 107, 155,
 176, 238, 275, 323, 382,
 428, 432, 517, 582
 Limodorum 13, 276, 423
 Limosella 379
 Linaceae 35, 83, 148, 228,
 376
 Linaria 232, 344, 379
 Lindelofia 131, 150, 177, 378
 Linnaea 87, 104, 235, 381
 Linum 35, 73*, 83, 148,
 228, 369, 376, 410
 Liquidambar 257
 Liriodendron 3, 14, 23, 28,
 221, 257
 Liriope 582
 Listera 13, 102, 243, 262,
 276, 423, 430
 Lithospermum 123, 125, 181,
 150, 232, 328, 378
 Loasa 223, 374
 Loasaceae 64, 80, 107, 146,
 223, 368, 374, 393
 Lobelia 104, 112, 236, 267,
 268, 269, 382
 Lobeliaceae 87, 112, 152,
 236, 382, 389, 394
 Loganiaceae 86, 151, 234,
 381
 Loiseleuria 258
 Lolium 156
 Loniceria 36, 86, 234, 333,
 335, 381
 Lopezia 82, 105, 116, 227,
 269, 330, 376
 Lophogyne 196, 225
 Lophosciadium 84, 230
 Lophospermum 232
 Loranaceae 34, 54, 76, 141,
 219, 373
 Loranthus 76, 141, 219, 373,
 427, 430
 Lotus 334, 376
 Loxococcus 158
 Ludwigia 60, 137
 Luffa 104, 133*, 137, 152,
 178, 235, 381
 Lummitzera 82, 148, 330,
 376
 Lupinus 42, 54, 226, 267,
 323, 325, 329, 376, 437
 Luzula 10, 47, 241, 261,
 350, 383, 418*, 419
 Lychnis 65, 77, 220, 281,
 358, 373, 476
 Lycopsis 85, 123, 131, 139,
 140, 150, 193*, 194, 232,
 327*, 351, 378, 412, 430
 Lycopodium 380
 Lysichiton 158, 384
 Lysimachia 84, 149, 166,
 231, 377, 573
 Lythraceae 82, 147, 226,
 247
 Lythrum 26, 279, 280, 402
 Macleya 24, 26
 Magnolia 3, 14, 23, 28, 30,
 32, 50, 221, 257, 374,
 415, 430
 Magnoliaceae 14, 23, 58, 77,
 142, 221, 374, 387
 Mahonia 79, 103, 222, 444,
 Majanthemum 89, 240
 Malope 83, 227
 Malpighia 83, 228
 Malpighiaceae 83, 228
 Malus 110, 375
 Malva 35, 56, 83, 124, 148,
 173, 227, 228, 269, 325,
 331, 334, 376, 406
 Malvaceae 1, 2, 18, 24, 35,
 47, 68, 69, 72, 82, 97,
 148, 227, 269, 281, 289,
 376
 Malvastrum 35, 83, 148, 228,
 267, 308, 376
 Mamillaria 373
 Mangifera 58, 498
 Manihot 221, 373
 Maranta 12
 Marantaceae 12, 157, 384
 Marsdenia 16, 234
 Martynia 86, 151, 233, 317,
 380
 Martyniaceae 86, 151, 233,
 380, 394
 Matricaria 87, 237
 Maxillaria 13
 Mazus 379
 Medeola 240
 Medicago 81, 125, 147, 226,
 376, 435
 Medinilla 227, 376
 Melampyrum 86, 150, 232,
 310, 311*, 345, 365, 379
 Melandrium 23, 47, 103, 109,
 220, 279, 358, 373, 432
 Melastomataceae 35, 82, 111,
 148, 161, 226, 330, 376
 Melianthaceae 377
 Melianthus 377
 Melica 156, 242

- Melilotus* 24, 26, 27, 329, 361, 376
Melittella 238, 318, 583
Melothria 235, 275, 381
Memecylon 226, 376
Mentha 233, 380, 403
Mentzelia 80, 224
Menyanthaceae 65, 86, 152, 234, 343, 381, 394
Menyanthes 100, 234, 381, 394
Menziesia 378
Mercurialis 100, 102, 137, 173, 176, 220, 273, 286
Merendera 260, 275, 277, 383
Mertensia 131
Mesembryanthemum 102, 220, 373, 433
Mespilus 81, 110, 225, 375
Meum 230
Miconia 226
Micrampelis 133*, 152, 236, 275, 381
Microcasia 13
Mimosa 375, 495
Mimosaceae 3, 48, 81, 110, 147, 225, 329, 334, 375, 435
Mimulus 50
Mirabilis 6, 23, 77, 142, 220, 250, 373, 448, 584
Mniopsis 434
Modiola 83, 376
Modiolastrum 83, 148, 228, 376
Moehringia 358, 373
Molinia 157
Molopospermum 149, 230
Momordica 16, 25, 235, 381
Moneses 377, 424
Monochaetum 111, 161, 227, 376
Monophyllaea 56, 151, 233
Monotropa 104, 123, 165, 231, 274, 277, 301, 304, 305—307, 309, 322, 377, 424, 470
Montbretia 10
Montia 373, 584
Moraceae 58, 75, 140, 218, 372
Morina 152, 338, 381
Moringa 79, 97, 192, 223, 374, 393
Moringaceae 79, 223, 374
Morisia 269
Morus 4, 31, 32, 140
Mourera 81, 196, 197*, 202, 225
Mourirra 137, 227, 324, 376
Muehlenbeckia 549
Musa 12, 49, 91, 242, 384, 446, 524, 549, 550, 552, 553
Musaceae 12, 91, 113, 157, 242, 384
Muscari 165, 260
Muschia 342, 382
Myoporum 381
Myoporaceae 151, 381, 394
Myosotis 131, 150, 232, 323, 346, 378, 411, 412
Myosurus 3, 46, 47, 97, 103, 121, 137, 222, 268, 269, 296, 301, 313, 329, 374, 400, 402, 421, 560, 574
Myrica 75, 140, 218, 295, 372, 582
Myricaceae 58, 75, 140, 218, 372
Myricaria 41, 80, 125, 137, 138, 146, 203, 206, 216, 223, 266, 269, 296, 300, 305, 313, 330, 374, 574
Myriophyllum 82
Myristica 58, 374
Myristicaceae 58, 374
Myrrhis 149, 229, 377
Myrsinaceae 58, 85, 150, 231, 377
Myrsine 377
Myzodendraceae 76, 108, 141, 219, 372
Myzodendron 76, 108, 141, 219, 368, 372
Najadaceae 7, 88, 155, 238, 383
Najas 5, 7, 47, 49, 88, 99, 155, 238, 267, 323, 383, 432, 476, 517, 560
Narcissus 42, 50, 90, 113, 165, 192, 194, 240, 250, 261, 263, 265, 267, 285, 305, 557
Nardus 157, 384, 523
Nelumbo 15, 24, 110, 414, 415, 487
Nemophila 64, 232, 345*, 359*, 368, 378
Neottia 13, 28, 243, 276, 423
Nepenthaceae 79, 144
Nepenthes 79
Nephlosperma 158
Nephtytis 91, 193, 244, 384
Nerine 56, 156, 241
Neurada 50, 55*, 60, 81, 97, 99*, 129, 225, 334, 375
Nicotiana 19—23, 21*, 25, 150, 161, 177, 232, 266, 274, 309, 329, 379, 408, 409*, 448, 459, 500, 501
Nidularium 10, 49
Nigella 142, 143*, 144, 164, 296, 306, 316, 374, 560, 574
Nipa 13, 91, 158, 194, 244, 384
Nolana 25, 378
Nolanaceae 25, 378
Nonnea 140, 150, 232, 378
Nothopanax 229, 322, 377
Nothoscordum 137, 383, 469, 520
Nuphar 15, 134, 222, 374, 415
Nuttallia 58
Nyctaginaceae 23, 77, 142, 220, 288, 373, 584
Nymphaea 15, 26, 33, 47, 50, 222, 269, 374, 414, 476, 487
Nymphaeaceae 15, 24, 79, 110, 144, 222, 374, 396, 414, 415
Nyssa 226
Nyssaceae 82, 111, 148, 226, 376
Odontites 232, 379
Odontoglossum 525
Oenanthe 111, 149, 159, 230
Oenone 169, 197, 225
Oenothera 24, 51, 60, 82, 106, 107, 134, 136, 137, 179, 189, 190, 227, 267, 269, 274, 279, 282, 283, 286, 300, 302, 308, 314, 316, 318, 352, 376, 402, 442, 443, 451, 455, 458, 466, 467*, 468, 470, 472, 474, 496, 499, 569, 577, 578, 582, 586
Oenotheraceae 24, 50, 56, 60, 82, 93, 105, 106, 139, 148, 189, 191, 227, 245, 247, 251, 269, 272, 289, 322, 329, 330, 376, 576
Olea 549
Oleaceae 58, 86, 111, 152, 234, 381
Omphalodes 378
Oncidium 67, 91, 175, 243, 249
Onobrychis 334, 376
Ononis 435, 436*
Onosma 131, 328, 378
Ophrys 12, 102, 108, 161, 242, 276, 423, 437
Oplismenus 157, 384
Opopanax 84, 230
Opuntia 50, 55, 373, 469, 485
Orchidaceae 12, 27, 47, 49, 53, 65, 66, 91, 102, 113,

- 120, 157, 171, 174, 194,
242, 248, 249, 277, 278,
283, 305, 317, 320, 330,
331, 384, 422, 423, 428,
430, 437, 438
Orchis 12, 68, 102, 124,
175*, 176, 243, 249*, 262,
276, 303, 423, 437, 475,
525, 585
Orlaya 149, 323, 377
Ornithogalum 40, 89, 137,
155, 165, 239, 261, 265,
308, 383
Orobanchaceae 86, 111, 151,
233, 380, 394, 422, 424
Orobancha 86, 233, 380, 424
Orobis 104, 226, 376, 436*
Oryza 12, 91, 157, 163, 242,
323, 384, 523
Osyris 76, 219, 372
Othonna 153, 154*, 166, 356
Ottelia 137, 238, 348, 382,
432
Ouvirandra 582
Oxalidaceae 83, 148, 228,
376
Oxalis 83, 228, 259, 376
Oxybaphus 220, 250, 373,
584
Oxychloë 47
Oxycoccus 377
Oxydendron 378
Oxypetalum 16, 104, 234
Oxyria 373

Paeonia 78, 109, 144
Palaquium 58
Palisota 11, 37
Palmae 13, 58, 91, 129, 158,
244, 335, 384, 585
Pancratium 89, 102, 137,
156, 194, 240
Pandanaeae 91, 158, 243,
384
Pandanus 50, 91, 158, 197,
198, 243, 384
Panicum 12
Papaver 47, 79, 142, 143*,
145, 159, 177, 410, 446,
448, 516, 541, 549, 584
Papaveraceae 24, 79, 135,
142, 143, 145, 159, 162
bis 164, 222, 374, 396,
438, 439, 584
Paphiopedilum 12, 124, 175*,
176, 242, 276, 330, 384
Papilionaceae 24, 54, 81, 93,
110, 147, 225, 376, 435
Parietaria 372
Paris 9, 89, 112, 124, 137,
138, 155, 161, 167, 194,
240, 249, 305, 310, 383
Parkinsonia 104, 376
Parnassia 24, 50, 81, 110,
137, 138, 177, 224, 308,
375
Parsonia 234
Parthenium 237
Paspalum 12, 157, 384
Passiflora 16, 24, 50, 80,
104, 110, 223, 299, 374
Passifloraceae 19, 24, 80,
110, 146, 223, 374
Pastinaca 84, 111, 230, 377
Patrinia 25, 26, 36, 235,
381
Pavonia 35, 376
Pedaliaceae 86, 111, 151,
233, 380, 394
Pedicularis 85, 111, 134,
232, 233, 275, 345, 365,
370, 371, 379
Pedilanthus 191, 373
Pelargonium 35, 228, 376
Peltandra 13, 38
Penaea 183, 213, 214, 226,
251, 322, 361, 376, 495,
570, 577, 584, 585
Penaecaceae 82, 213, 214,
226, 245, 251, 376
Pentaphragma 62, 129
Pentstemon 111, 232, 379,
501
Peperomia 26, 47, 49, 76,
181, 183, 209, 210*, 211,
212*, 216—219, 245, 246,
252, 254, 312, 317, 323,
337, 372, 426, 427, 475,
476, 479, 563, 565, 570,
577—581
Periploca 15
Peristylus 437
Pernettia 231, 377
Persica 110
Petasites 237
Petroselinum 111, 149, 230,
410
Petunia 379, 586
Peucedanum 84, 230
Phacelia 232, 342, 343, 345*,
347, 350, 352, 361, 378,
388
Phajus 13, 175, 243, 276,
317, 431*, 437
Phalaenopsis 13, 276, 431*,
437
Phaseolus 24, 49, 104, 116,
129, 226, 274, 277, 280,
307, 313, 386, 376, 403,
435, 436*
Phelipaea 233, 380
Philadelphus 56, 81, 110,
129, 224, 290, 358
Philodendron 91
Phleum 280
Phlox 231, 378
Phoenix 158, 384, 477, 526
Phormium 137
Phragmites 12
Phycagrostis 49
Phyllanthus 221
Phyllocactus 220, 273, 373
Phyllocoryne 373
Phyllodoce 231, 377
Physocaulis 149, 229
Physochlaena 259, 379
Physospermum 111, 230
Physostegia 380
Phytolacca 23, 31, 77, 329,
334, 373
Phytolaccaceae 23, 77, 141,
373, 432
Pieris 371, 378
Pilea 479
Pilosyles 222, 374, 424
Pimpinella 230
Pinanga 158, 384, 526
Pinellia 38
Piper 3, 76, 141, 164, 176,
203, 204, 206, 218, 245,
252, 372, 481, 579
Piperaceae 76, 141, 218, 252,
372
Pirola 104, 231, 300, 369,
377, 424
Pirolaceae 85, 150, 231, 342,
377, 393, 424
Pirus 103, 110, 225, 257,
274, 278, 318, 334, 335,
375, 430, 452, 495, 549
Pistacia 477
Pistia 384, 430
Pisum 24, 28
Pitcairnea 10, 50
Pittosporaceae 81, 147, 224,
375
Pittosporum 81, 98, 108,
147, 224, 375
Plantaginaceae 86, 151, 233,
363, 381
Plantago 16, 178, 233, 371,
381, 403, 501
Platanaceae 77, 109, 142,
221
Platanthera 98, 101, 113,
116, 175, 176, 243, 262,
437, 475
Platanus 77, 109, 221, 274,
486
Pleurothallis 13
Plumbagella 183, 207, 208*,
217, 230, 254, 286, 299,
300, 310, 311*, 314, 377,
557, 577, 578, 579
Plumbaginaceae 62, 84, 149,
161, 230, 288, 377
Plumbago 207, 208, 230, 377
Poa 157, 242, 384, 419*,
524, 545

- Podophyllum 14, 26, 79,
 134, 137, 222, 259, 329,
 374
 Podostemon 15, 45*, 49, 201,
 201*, 202, 225
 Podostemonaceae 61, 62, 63,
 81, 147, 195—197, 200
 bis 202, 225, 317, 320,
 331, 375, 433, 434, 577,
 578
 Pogonia 243
 Poinsettia 77, 101, 109, 114,
 213, 221
 Polemoniaceae 25, 36, 85,
 150, 232, 378
 Polemonium 232, 378
 Polianthes 9
 Polycarpon 373, 584
 Polyembryum 497
 Polygala 84, 50, 83, 104,
 148, 161, 229, 376
 Polygalaceae 83, 148, 228,
 376
 Polygonaceae 76, 141, 219,
 373, 408
 Polygonatum 9, 89, 104,
 240
 Polygonum 23, 50, 56, 76,
 125, 126*, 137, 219, 273,
 287, 321, 334, 361, 373
 Polypompholyx 233, 358,
 380
 Pontederia 9, 32, 240, 383
 Pontederiaceae 9, 89, 156,
 240, 383, 389
 Populus 49, 54, 75, 108,
 129, 140, 218, 256, 292,
 293*, 372
 Portenschlagia 84, 230
 Portulaca 373, 557
 Portulacaceae 77, 142, 220,
 373, 584
 Potamogeton 7, 16, 37, 97,
 238, 348, 383, 432, 582
 Potamogetonaceae 7, 37, 88,
 112, 155, 238, 383
 Potentilla 103, 225, 492
 Poterium 56, 81, 290
 Pothos 13, 269, 276, 384
 Primula 25, 47, 84, 230,
 231, 259, 264*, 265, 266,
 274, 281, 310, 311*, 322,
 335, 377
 Primulaceae 25, 53, 64, 84,
 138, 149, 230, 334, 377
 Proboscidea 380
 Prosopanche 78, 395
 Prostanthera 380
 Protea 76, 219
 Proteaceae 76, 141, 219
 Prunus 24, 58, 59, 81, 172,
 173, 225, 257, 287, 361,
 362, 375, 448, 549
 Ptelea 228, 376
 Pterocarya 75, 218, 295,
 372
 Pterocephalus 152
 Pterygodium 525
 Pterygospermum 13
 Pulmonaria 150, 232, 259,
 378
 Pulsatilla 259
 Puschkinia 277
 Putoria 111, 152, 159, 168,
 235, 381
 Pyrethrum 87, 119, 124,
 195, 214, 215*, 216, 237,
 251, 252
Quamoclit 25
 Quercus 75, 92, 137, 140,
 218, 269, 273, 358, 372,
 477
Rafflesia 14, 32, 44, 54, 66,
 102, 176, 222, 278, 279,
 374, 392*, 424
 Rafflesiaceae 14, 78, 144,
 222, 374, 422, 424
 Ramondia 55*, 64, 86, 233,
 317, 345, 364*, 366, 380,
 403
 Ranunculaceae 14, 24, 53,
 54, 56, 58, 59, 69, 70, 78,
 92, 109, 135, 142—144,
 159, 162—164, 167, 168,
 170, 222, 301, 305, 374,
 400—402
 Ranunculus 3, 15, 24, 26,
 60, 78, 97, 103, 124, 135,
 137, 222, 322, 324, 329,
 332, 374, 400*, 402, 426,
 427*, 450, 477
 Raphanus 446
 Razoumofskyia 475
 Reichardia 382
 Reseda 133, 146, 296, 305,
 313, 323, 336, 374
 Resedaceae 146, 374
 Rhamnaceae 229
 Rhinanthus 134
 Rhipsalis 373
 Rhizophora 58, 82, 148, 226,
 376
 Rhizophoraceae 58, 82, 148,
 226, 376
 Rhododendron 231, 369, 377
 Rhodotyus 110, 225
 Rhoeo 11, 37
 Rhopalocnemis 47, 76, 131,
 141, 219, 484, 529
 Rhus 83, 149, 229, 274, 376
 Rhyncholacis 225
 Rhytidophyllum 233, 380
 Ribes 31, 50, 80, 224, 257,
 375, 445, 448, 549
 Richardia 13
 Richardsonia 129, 137, 235,
 381, 438
 Ricinus 103, 220
 Romanzoffia 342, 378
 Romulea 90, 137, 156, 241,
 383
 Rosa 81, 107, 110, 116, 134,
 225, 290, 375, 448, 469,
 473, 492, 493*, 530, 542
 bis 546
 Rosaceae 24, 54, 56, 58, 68
 bis 70, 81, 93, 110, 116,
 147, 225, 287, 290, 291,
 296, 297, 375
 Rubia 87, 152, 235, 381,
 438
 Rubiaceae 1, 25, 54, 87, 93,
 95, 111, 119, 120, 128,
 152, 159, 165, 168, 194,
 235, 355, 381, 438
 Rubus 110, 225, 290, 375,
 448, 494, 586
 Rudbeckia 153, 306
 Ruellia 380
 Rumex 23, 219, 313, 334,
 373, 451, 484
 Ruppia 3, 7, 37, 47, 70, 71,
 88, 98, 238, 348, 383, 432
 Ruta 228, 287, 376, 403
 Rutaceae 83, 148, 228, 376
Sabulina 220
 Saccharum 446
 Saccolabium 243
 Sagina 54, 55*, 77, 220,
 373, 412, 413*, 414, 432,
 433
 Sagittaria 44, 47, 67, 296,
 348, 382, 420, 432, 433,
 582
 Salicaceae 54, 58, 60, 75,
 92, 108, 140, 167, 218,
 372
 Salix 44, 47, 53, 54, 75, 129,
 137, 138, 140, 218, 256,
 294, 372, 404, 446, 477,
 478
 Salpiglossis 379
 Salsola 77, 220, 373
 Salvia 137, 233, 340, 365,
 366, 380
 Sambucus 25, 26, 44, 47,
 86, 152, 235, 279, 283,
 381
 Samolus 64, 377
 Sanguinaria 145, 222, 259
 Sanguisorba 110, 129, 225,
 375
 Sansevieria 9, 240, 582
 Santalaceae 53, 54, 76, 128,
 141, 219, 372
 Santalum 135, 137, 477

- Sapindaceae 377
 Saponaria 269, 358, 373, 432, 584
 Sapotaceae 58
 Saracha 232
 Sarcococca 485
 Sarcocolla 226, 376
 Sarcodes 40, 85, 231, 264*, 377
 Sarcophyte 373
 Sarothamnus 334
 Sarracenia 3, 15, 24, 97, 144, 145, 222, 259, 342, 374
 Sarracenaceae 15, 24, 79, 144, 222, 374
 Satureja 233, 340, 365, 366, 380
 Saurauia 80, 124, 146, 224, 375
 Saururaceae 23, 76, 141, 219, 372
 Saururus 76, 102, 219, 372
 Saxifraga 56, 80, 81, 97, 103, 137, 138, 224, 281, 300—302, 310, 313, 349, 350, 369, 375, 433, 449
 Saxifragaceae 24, 80, 110, 147, 224, 375
 Scabiosa 25, 36, 137, 334, 338, 381, 502
 Scaevola 582
 Scandix 230, 377
 Scepasma 190, 221
 Schaueria 379
 Scheuchzeria 382
 Scheuchzeriaceae 7, 37, 88, 155, 233, 382
 Schinus 149, 549
 Schizanthus 379
 Schizocapsa 10, 27, 90, 98, 241, 305, 361, 383
 Schoenoplectus 11
 Schrankia 147, 375, 495
 Sciaphila 7, 88, 155, 238, 383, 517
 Scilla 89, 112, 155, 193, 206, 239, 245, 261, 263, 265, 288, 305, 577, 582
 Scirpus 29*, 43, 583
 Scleranthus 77, 373
 Scoparia 379
 Scopolia 259, 379, 467*, 472
 Scrophularia 86, 232, 339, 365, 379
 Scrophulariaceae 25, 57, 62, 64, 65, 85, 111, 113, 130, 138, 150, 161, 232, 304, 340, 345, 346, 363, 365, 366, 379, 394
 Scutellaria 339, 341*, 380
 Scyphiphora 235
 Secale 12, 157, 242, 272, 276, 335, 384
 Secchium 137
 Securinega 221
 Sedum 224, 375, 414, 429, 433
 Selenipedium 12
 Sempervivum 80, 224, 375, 429, 433
 Senecio 36, 88, 100, 107, 112, 116, 153, 154*, 159, 163, 164, 237, 238, 382, 405, 407, 449, 465
 Serapias 102, 175, 243
 Sesamum 380
 Seseh 84, 129, 230, 318, 329
 Sesleria 156, 242
 Shephardia 104, 111, 173, 226, 376
 Sherardia 111, 152, 235, 356, 381, 409, 438
 Sibbaldia 56, 81, 110, 116, 290, 291
 Sicyos 236, 334, 381, 382
 Sida 35
 Sidalcea 35, 83, 228, 376
 Silaus 230
 Silene 65, 77, 103, 137, 220, 358, 373, 432, 584
 Siler 149, 230
 Silphium 36, 45, 123, 160, 237, 267, 298, 301, 306, 382
 Silybum 382
 Simarubaceae 83, 148, 228
 Sinningia 177, 477, 525
 Sisymbrium 79, 94, 223, 308
 Sisyrinchium 10, 26, 90, 241
 Sium 84, 230, 499
 Smilacina 9, 89, 183, 193, 203, 240, 250, 520, 578
 Smilax 9
 Smyrnum 111, 149, 230, 377
 Sobralia 56, 276, 330, 423, 431*
 Soja 435
 Solanaceae 1, 25, 85, 150, 232, 301, 305, 379, 388, 408
 Solandra 25
 Solanum 25, 85, 150, 232, 379, 451, 476, 552, 582
 Soldanella 377
 Solenanthus 378
 Solidago 107, 112, 116, 169, 236, 382, 552
 Sonchus 97, 153, 238, 382
 Sonneratia 82, 147, 226
 Sonneratiaceae 82, 147, 226
 Sorbus 81, 103, 110, 225, 375, 495
 Sorghum 138, 157, 242, 313, 384
 Sorocea 477
 Sparganiaceae 38, 92, 158, 243, 384
 Sparganium 38, 48, 49, 92, 158, 159, 162, 164, 243, 384, 418, 582
 Sparmannia 83, 228, 279
 Spathicarpa 38, 158, 344, 384
 Spathiglottis 265
 Spathiphyllum 621
 Spathyema 244
 Specularia 342, 382
 Spergula 373, 430, 584
 Spergularia 342, 382
 Spermacoe 438
 Spigelia 86, 234, 381
 Spinacia 77
 Spiraea 81, 103, 110, 225, 375
 Spiranthus 12, 26, 102, 175, 243, 330, 423
 Spironema 11, 37
 Sprekelia 263
 Staaia 224
 Stachys 341*, 345, 347, 365, 366, 380
 Stackhousia 84, 159, 229
 Stackhousiaceae 84, 149, 229
 Stanhopea 276, 438
 Stapelia 16, 234, 381
 Staphylea 84, 149, 229, 377
 Staphyleaceae 84, 149, 229, 377
 Statice 149, 203, 230, 274, 377, 430
 Stellaria 65, 77, 220, 255, 326, 357, 373, 432, 584
 Stemona 9
 Stemonaceae 9
 Stenocarpus 76, 102, 141, 219
 Sterculiaceae 83, 148, 228, 376
 Stigmatophyllum 496
 Stratiotes 582
 Strelitzia 113, 242
 Streptocarpus 380
 Streptopus 89, 240
 Striga 232, 379
 Strobilanthes 379
 Stylidiaceae 87, 153, 382
 Stylidium 87, 153, 371, 382
 Styphelia 51, 85, 119, 137, 150, 161, 195, 377
 Succisa 152
 Sweetia 4, 151, 159, 234, 334, 381
 Symphoricarpus 36, 50, 335, 381
 Symphytum 150, 232, 335, 378
 Symplocaceae 85, 150, 231

- Symplocarpus 13, 38, 47,
 91, 158, 244, 262, 358,
 384
 Symplocos 85, 150, 231, 500
 Syringa 381, 446

 Tabernaemontana 55*
 Tacca 10, 90, 241, 383, 422
 Taccaceae 10, 90, 156, 241,
 383
 Tagetes 26, 36, 153, 237,
 318, 382
 Talium 373
 Tamaricaceae 80, 146, 223,
 374
 Tanacetum 87, 124, 195, 215,
 216, 237, 252
 Taraxacum 16, 26, 153, 238,
 314, 382, 461, 464, 465,
 476, 510, 511*, 512, 542,
 560
 Tectona 380
 Telekia 153
 Tellima 224
 Tetragonia 287
 Thalia 12
 Thaliotrum 14, 50, 78, 103,
 137, 144, 222, 454, 461,
 464, 484, 486, 487, 530,
 533, 543, 544
 Thea 107, 177, 375, 477,
 488
 Theaceae 80, 147, 224, 375
 Thelygonaceae 77, 109, 141,
 220, 373
 Thelygonum 47, 77, 109,
 220, 373
 Theobroma 83, 104, 148, 228,
 376, 548
 Theophrastaceae 84, 149, 231
 Thesium 50, 76, 102, 128*,
 133, 137, 219, 344, 368,
 372
 Thismia 59, 241, 267, 350,
 383, 466, 522
 Thladiantha 235
 Thlaspi 79, 94
 Thunia 13
 Thymelaea 147, 159
 Thymelaeaceae 24, 58, 82,
 111, 147, 159, 226, 287,
 376
 Thymus 340, 366, 380
 Tiaridium 378
 Tibouchina 148, 226
 Tigridia 10
 Tilia 49, 83, 228, 279, 331,
 335, 376, 416
 Tiliaceae 59, 79, 83, 148,
 228, 376
 Tillandsia 90, 241, 383, 522
 Tinantia 11, 37, 383, 422,
 430
 Toffieldia 7, 89, 112, 155,
 239, 383
 Torenia 56, 129, 132, 133,
 135, 137, 274, 290, 298,
 358, 379
 Torilis 149, 230, 326, 377
 Tournefortia 378
 Tovaria 79, 223, 374
 Tovariaceae 79, 223, 374
 Tozzia 359*, 365, 367*, 379
 Tradescantia 5, 11, 16, 37,
 90, 104, 241, 269, 383,
 422, 430, 582
 Tragopogon 238, 298, 322,
 382, 548
 Tragus 157, 384
 Trapa 82, 143, 161, 189,
 227, 439
 Trapella 86, 107, 111, 233,
 366, 380
 Trautvetteria 142, 143*, 144,
 159, 164
 Tribulus 83, 148
 Trichosma 243
 Trichosanthos 104, 236, 381
 Tricyrtis 7, 56, 57, 89, 98,
 125, 155, 168, 239, 334,
 383
 Trientalis 377
 Trifolium 24, 81, 137, 269,
 274, 277, 376, 435, 476,
 495
 Triglochin 7, 88, 98, 155,
 178, 238, 361, 382, 432,
 517, 582
 Trigonella 334, 376, 435
 Trigonostemon 221
 Trillium 9, 49, 89, 100, 124,
 137, 155, 161, 167, 183,
 194, 240, 250, 260, 310,
 323, 560, 571
 Triphasia 497
 Tripteris 382
 Tristicha 196, 225
 Triticum 12, 47, 157, 162,
 242, 275, 310, 323, 384,
 391, 446, 448, 459, 524
 Tritonia 90, 137, 241, 383
 Triuranthera 226
 Triuridaceae 7, 88, 155, 238,
 383
 Tropaeolaceae 25, 83, 148,
 228, 376
 Tropaeolum 1, 19, 25, 28, 83,
 134, 170, 228, 269, 376,
 440, 441, 477
 Tuberaria 80, 100, 137, 177,
 223, 298, 374
 Tulipa 50, 89, 135, 203, 204,
 206, 207, 245, 260, 275,
 277, 301, 305, 309, 325,
 332, 383, 428, 432, 476,
 520, 559, 560
 Tunica 220, 358, 373, 432,
 584
 Tussilago 112, 127, 237, 260,
 382
 Typha 13, 92, 98, 159, 164,
 244, 262, 384, 582
 Typhaceae 13, 92, 159, 244,
 384

 Ulex 24, 26
 Ullucus 584
 Ulmaceae 75, 141, 218, 372
 Ulmaria 290, 291
 Ulmus 3, 45, 46, 75, 141,
 166, 176, 216, 218, 256,
 267, 268, 273, 281, 291,
 292, 295, 306, 308, 313,
 325, 372, 471*, 480, 574
 Umbelliferae 3, 25, 64, 84,
 93, 94, 111, 123, 149,
 159, 229, 287, 326, 334,
 377, 410, 583, 585
 Ungernia 241
 Urera 372
 Uroskineria 379
 Ursinia 153, 161, 355, 382
 Urtica 50, 76, 97, 102, 133,
 141, 173, 218, 300, 305,
 308, 318, 361, 372, 405*,
 406, 407, 479, 480
 Urticaceae 56, 76, 108, 141,
 218, 372, 480
 Utricularia 56, 129, 233,
 290, 304, 345, 358, 359*,
 366, 380, 426
 Uvaria 342, 374
 Uvularia 7, 89, 112, 115,
 239, 260

 Vaccaria 373, 432
 Vaccinium 104, 231, 258,
 369, 371, 377, 378
 Vaillantia 87, 111, 128, 152,
 235, 356, 381, 438
 Valeriana 36, 45*, 87, 97,
 101, 116, 124, 125, 139,
 217, 235, 337, 381
 Valerianaceae 3, 25, 36, 87,
 123, 138, 152, 163, 217,
 235, 269, 280, 288, 297,
 323, 337, 381, 450
 Valerianella 36, 235, 337,
 340, 381, 406
 Vallisneria 46, 238, 300, 382,
 432
 Vallota 137, 156, 522
 Vanda 276, 438
 Vanilla 243, 276
 Vellozia 9, 90, 113, 156, 241
 Velloziaceae 9, 90, 113, 156,
 241
 Velthemia 89, 112, 115, 130,
 240, 357*, 383

- Veratrum* 7, 239, 582
Verbascum 25, 232, 339, 365, 379, 446, 447
Verbena 64, 123, 233, 345, 380
Verbenaceae 86, 151, 233, 380, 394
Vernonia 36, 153, 236, 382
Veronica 232, 340, 363 bis 366, 367*, 370, 371, 379, 403
Viburnum 86, 217, 235, 381, 450
Vicia 24, 81, 125, 226, 329, 330, 376
Villarsia 97, 124, 234, 343, 381
Vinca 15, 234, 270
Vincetoxicum 16, 45*, 46, 47, 55*, 234, 265, 299, 313, 315*, 317, 334, 381, 428, 432, 471*, 476, 502
Viola 50, 80, 100, 110, 146, 223, 259, 268, 310, 313, 323, 374, 444, 446, 448, 488
Violaceae 80, 110, 146, 223, 374
Viscum 4, 44, 135, 137, 141, 161, 219, 256, 273, 343, 373, 392, 475
Vitaceae 84, 149, 229, 377
Vitis 31, 47, 84, 104, 149, 229, 377, 430, 448, 549
Vittadinia 153, 195, 237
Voyria 151, 152, 234, 339, 381, 425
Voyriella 152, 234, 339, 381
Vriesea 10
Waldheimia 81, 110
Waldsteinia 58, 290
Watsonia 137, 313
Wikstroemia 147, 226, 376, 461, 495, 542
Xanthium 153, 382
Xanthoceras 377
Xanthoxylon 376, 469, 477, 498
Xyphidium 9
Xyridaceae 11, 90, 156, 242, 383
Xyris 11, 90, 104, 156, 242, 313, 361, 362, 371, 383, 426
Yucca 8, 48, 89, 98, 137, 239, 240, 383
Zanichellia 37, 49, 112, 238, 383, 432
Zantedeschia 91, 244, 384, 582
Zea 12, 69, 90, 100, 137, 157, 159, 164, 242, 275, 303, 309, 310, 321, 384, 523
Zebrina 11, 452
Zenobia 378
Zephyranthes 156, 383, 455, 521
Zingiberaceae 12, 157, 242, 384, 389
Zizyphus 229
Zostera 3, 7, 18, 37, 40, 49, 125, 238, 275, 329, 332, 383, 432
Zozimia 84
Zygopetalum 243, 458, 525, 526
Zygophyllaceae 83, 148

Revision der Anthophyten-Namen¹⁾

von Prof. Dr. K. FRITSCH (Graz)

Die nach den internationalen Nomenklatur-Regeln gültigen Namen sind durch *Kursivdruck* hervorgehoben. Sie wurden für die Pflanzen der mitteleuropäischen Flora aus FRITSCH, Exkursionsflora für Österreich, 3. Auflage (1922) entnommen. Für Holzgewächse wurde in erster Linie SCHNEIDER, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde (1904—1912), für Zierpflanzen SIEBERT und VOSS, Vilmorins Blumengärtnerei, 3. Auflage (1896) verglichen. Ferner wurden benutzt:

ENGELER, Das Pflanzenreich (1900 ff.).

ENGELER und PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. und 2. Auflage (1887 ff.).

HOOKE and JACKSON, Index Kewensis, samt Supplementen (1893 ff.).

Außerdem wurden auch monographische Arbeiten herangezogen, z. B. SCHLECHTER, Die Orchideen (1914 ff.) u. a. m.

Aberia Caffra (S. 477) = *Doryalis caffra* (HOOK. f. et HARV.) WARB.

Acacia „retinosa“ (S. 430, 436) = *A. retinodes* SCHLDL. (?).

Acacia „rostellifolia“ (S. 225) = *A. rostelifera* BENTH.

Acer Negundo (S. 31, 257, 274, 291) = *Negundo aceroides* MNCH.

Actinophloeus Macarthurii (S. 91, 158, 244, 384) = *Drymophloeus* sp.

Adenostyles albifrons (S. 88, 112, 124, 238) = *A. alliariae* (GOU.)

KERN.

Agathosma „lanceolata“ (S. 228) = *A. lanceolatum* (L.) ENGL.

Agave „chlorantha“ (S. 240) = *A. chloracantha* SALM-DYCK.

Aglaonema nitidum (S. 158) = *A. oblongifolium* (ROXB.) KTH.

Aglaonema „picta“ (S. 244) = *A. pictum* (ROXB.) KTH.

Aglaonema versicolor (S. 158, 384) = *A. pictum* (ROXB.) KTH.

Agraphis (S. 89) = *Scilla*.

Agraphis campanulata (S. 112, 239) = *Scilla hispanica* MILL.

Agraphis cernua (S. 383) = *Scilla nonscripta* (L.) HOFFGG. et LK.

Agraphis nutans (S. 239) = *Scilla nonscripta* (L.) HOFFGG. et LK.

Agraphis patula (S. 192, 239) = *Scilla hispanica* MILL.

Ailanthus glandulosa (S. 228) = *A. altissima* (MILL.) SWINGLE.

Alectorolophus „hirsuta“ (S. 379) = *A. hirsutus* (LAM.) ALL.

Alectorolophus minor (S. 151, 379) = *A. crista galli* (L.) M. B.

Allionia nyctaginea (S. 77, 97, 102, 220) = *Mirabilis nyctaginea* (MICHX.) MAC MILL.

¹⁾ Die Revision bezweckt nicht eine Richtigstellung, trägt vielmehr dem Bedürfnisse nach einheitlicher Nomenklatur Rechnung, während den Verfassern die Freiheit in der Wahl der Namen gewahrt bleibt.
(Der Herausgeber.)

- Allium spirale* (S. 8) = *A. angulosum* L. (?).
Alluandia dumosa (S. 130, 377) = *Didierea* sp.
Alnus alnobetula (S. 75, 108, 217, 272, 294, 295, 373, 477) =
A. viridis (CHAIX.) LAM. et DC.
Alœ echinata (S. 8) = *A. humilis* MILL.
 „*Alschornia*“ (S. 454) = *Alchornea*.
Alsine biflora (S. 373) = *Minuartia biflora* (L.) SCHINZ et THELL.
Alsine laricifolia (S. 358, 373) = *Minuartia laricifolia* (L.) SCHINZ
 et THELL.
Alyssum macrocarpum (S. 68, 79, 223, 374) = *Ptilotrichum macro-*
carpum (DC).
Amarantus blitum (S. 220, 373) = *A. viridis* L. (?).
Amarantus „reflexus“ (S. 220) = *A. retroflexus* L. (?).
Amaryllis formosissima (S. 522) = *Sprekelia formosissima* (L.) HERB.
Ammodenia peploides (S. 584) = *Minuartia peploides* (L.) HIERN.
Amphicarpaea (S. 435) = *Amphicarpa*.
Amsonia salicifolia (S. 381) = *A. tabernaemontana* WALT.
Amygdalus (S. 495) = *Prunus*.
Amygdalus campestris (S. 81, 225) = *Prunus nana* (L.) STOKES.
Amygdalus communis (S. 81, 103, 110, 225, 375, 430) = *Prunus*
communis (L.) ARCANG.
Amygdalus dulcis (S. 375) = *Prunus communis* (L.) ARCANG. f.
dulcis DC.
Amygdalus nana (S. 375) = *Prunus nana* (L.) STOKES.
Ananassa (S. 443) = *Ananas*.
Ananassa sativa (S. 383, 548, 549) = *Ananas sativus* MILL.
Anchusa italica (S. 378) = *A. azurea* MILL.
 „*Andoninia*“ *capitata* (S. 224) = *Audouinia capitata* (THBG.) BRONGN.
Aneilema „acuminata“ (S. 383) = *A. acuminatum* R. BR.
Anemone thalictroides (S. 78, 103, 222) = *Anemone thalictroides* L.
 „*Anemoniopsis*“ (S. 76, 219, 372) = *Anemoniopsis*.
 „*Anocentrum*“ *miniaturum* (S. 13) = *Ascocentrum miniaturum* (LINDL.)
 SCHLECHTER.
Antennaria Parlinii (S. 508) = *A. plantaginifolia* (L.) RICH.
Anthemis alpina (S. 237, 583) = *Achillea oxyloba* (DC) SCHLTZ.
Anthurium violaceum (S. 91) = *A. scandens* (AUBL.) ENGL. var.
violaceum (SW.) ENGL.
Anthurium violaceum var. *leucocarpum* (S. 70, 244, 344, 384) =
A. scandens (AUBL.) ENGL. var. *leucocarpum* (SCHOTT) ENGL.
Apinagia „Goejei“ (S. 196, 225) = *A. Goejei* WENT.
Aplectrum hiemale (S. 525) = *A. spicatum* BRITT., STERNs et POGG.
Apocynum „androsacefolium“ (S. 381) = *A. androsaemifolium* L.
 „*Apodonthera*“ *undulata* (S. 152, 381, 382) = *Apodanthera undulata*
 A. GRAY.
 „*Aranjia*“ *albans* (S. 16, 305) = *Araujia sericifera* BERT.
Araujia albans (S. 234) = *Araujia sericifera* BERT.
Arbutus hybrida (S. 231) = *A. andrachne* × *unedo*.
Archangelica (S. 47, 334) = *Angelica*.
Archangelica officinalis (S. 377) = *Angelica archangelica* L.
Arctostaphylos alpina (S. 231, 258) = *Arctous alpina* (L.) NIEDENZU.
Arenaria trinervia (S. 373) = *Moehringia trinervia* (L.) CLAIRV.

- Aria chamaespilus* (S. 375) = *Sorbus chamaespilus* (L.) CR.
Armeniaca „Numa“ (S. 375) = *Prunus mume* (SIEB.) SIEB. et ZUCC.
Armeniaca vulgaris (S. 81, 103, 110, 225, 375) = *Prunus armeniaca* L.
Armeria vulgaris (S. 230, 377) = *A. elongata* (HOFFM.) KOCH.
Arum ternatum (S. 384) = *Pinellia ternata* (THBG.) BREITENBACH.
Arundina speciosa (S. 317) = *A. graminifolia* (DON) SCHLECHTER.
Asclepias Cornuti (S. 15, 45, 47, 111, 234, 267, 269, 300, 331, 332, 381, 576) = *A. syriaca* L.
Asclepias „Douglasi“ (richtig *Douglasii*) (S. 97, 234) = *A. speciosa* TORR.
Asperula azurea (S. 235, 381, 434) = *A. orientalis* BOISS. et HOH.
Asperula galioides (S. 235, 381) = *A. glauca* (L.) BESS.
Asperula montana (S. 129, 235, 381) = *A. cynanchica* L.
Aster capensis (S. 94) = *Felicia* sp.
Atamosco (S. 521) = *Zephyranthes*.
Atamosco texana (S. 137, 178, 462, 463, 465, 521, 522, 543, 561) = *Zephyranthes texana* HERB.
Atherurus attenuatus (S. 244) = *Pinellia* sp.
„Atomosco“ (richtig *Atamosco*) *texana* (S. 132, 473) = *Zephyranthes texana* HERB.
Avena flavescens (S. 157, 384) = *Trisetum flavescens* (L.) R. et SCH.
Avena pubescens (S. 156) = *Avenastrum pubescens* (HUDS.) JESS.
Bartonia aurea (S. 374) = *Mentzelia Lindleyi* TORR. et GR.
Batrachium „longirostris“ (richtig *longirostre*) (S. 15, 100, 222, 374) = *Ranunculus longirostris* GODR.
Bellevalia romana (S. 329) = *Hyacinthus romanus* L.
Bellidiastrum Michellii (S. 236, 583) = *Aster bellidiastrum* (L.) SCOP.
Benincasa cerifera (S. 236) = *B. hispida* (THBG.) COGN.
Benthamia fragifera (S. 84, 111, 229) = *B. capitata* (WALL.) NAKAI.
Berberis repens (S. 257) = *Mahonia repens* (LINDL.) DON.
„Bertolinia“ marmorata (S. 226) = *Bertolonia marmorata* NAUD.
„Bertolinia“ pubescens (S. 226, 376) = *Bertolonia* sp.
Berzelia „languinosa“ (S. 224) = *B. lanuginosa* (L.) BRONGN.
Betonica grandiflora (S. 380) = *Stachys grandiflora* (WILLD.) BENTH.
Betonica officinalis (S. 380) = *Stachys officinalis* (L.) TREVIS.
Betula alba (S. 71, 108, 217, 291, 295, 372) = *B. pendula* ROTH. (?).
Betula odorata (S. 255) = *B. pubescens* EHRR. (?).
Bignonia capensis (S. 233) = *Tecomaria capensis* (THBG.) FENZL.
Bignonia venusta (S. 233) = *Pyrostegia ignea* (VELL.) PRESL.
„Billbergia“ „Coppei“ (richtig *Cappei*) (S. 241) = *Billbergia* (forma hybrida).
Billbergia „Coppei“ (richtig *Cappei*) (S. 90) = *B.* (forma hybrida).
Bletia „Shephardi“ (richtig *Shepherdii*) (S. 243, 249) = *B. verucunda* R. BR.
Bletia Tankervilleae (S. 276) = *Phajus Tankervilleae* (AIT.) BL.
Bocconia cordata (S. 439) = *Macleya cordata* (WILLD.) R. BR.
Bomarea „Caldassii“ (S. 241, 383) = *B. Caldasiana* HERB.
Borago „officinale“ (S. 378) = *Borrigo officinalis* L.
Brachysiphon imbricatus (S. 226, 376) = *B. fucatus* (LAM.) GILG.
Brasenia purpurea (S. 79, 97, 222, 374) = *B. Schreberi* GMEL.

- „*Brunchesia*“ *nitida* (S. 228) = *Brunchosia nitida* (JACQ.) DC.
Brunella (S. 340, 342, 347, 365, 366) = *Prunella*.
Brunella vulgaris (S. 233, 340, 380) = *Prunella vulgaris* L.
Bryonopsis „*laciniata*“ (S. 236) = *B. laciniosa* (L.) NAUD.
Buddleia „*Lindbergiana*“ (S. 381) = *B. Lindleyana* FORTUNE (?).
Burmanna „*coelestis*“ (S. 476) = *B. coelestis* DON.
Buxus arborescens (S. 77, 221) = *B. sempervirens* L. var. *arborescens* L.
Caelebogyne (S. 470, 485) = *Alchornea*.
Caelebogyne ilicifolia (S. 469, 470, 485, 548) = *Alchornea ilicifolia* (SM.) MÜLL. ARG.
„*Calandrina*“ *discolor* (S. 220) = *Calandrinia discolor* SCHRAD.
Calopogon „*pulchelles*“ (richtig *pulchellus*) (S. 47) = *C. tuberosus* (L.) BRITTON, STERNS et POGGBG.
Calopogon pulchellus (S. 13, 120, 243) = *C. tuberosus* (L.) BRITTON, STERNS et POGGBG.
„*Calostema*“ (S. 521) = *Calostemma*.
„*Calostema*“ *Cunninghamii* (S. 521) = *Calostemma Cunninghamii* AIT.
„*Calostema*“ *purpureum* (S. 521) = *Calostemma purpureum* R. BR.
Calycanthus praecox (S. 461) = *Chimonanthus praecox* (L.) LK.
Camellia japonica (S. 280) = *Thea japonica* (L.) NOIS.
Camellia sinensis (S. 147) = *Thea sinensis* L.
Camellia theifera (S. 80, 224) = *Thea sinensis* L.
Cardamine silvatica (S. 79, 94, 95) = *C. flexuosa* WITH.
Carex acuta (S. 11) = *C. gracilis* CURT.
Carex „*caryophyllacea*“ (S. 242) = *C. caryophyllea* LATOUR.
Carex maxima (S. 523) = *C. pendula* HUDS.
Carex praecox (S. 242) = *C. caryophyllea* LATOUR. (?).
Carum Bulbocastanum (S. 410) = *Bunium bulbocastanum* L.
Carya amara (S. 75, 295, 372) = *C. cordiformis* (WANGH.) C. SCHNEIDER.
Carya olivaeformis (S. 295) = *C. pecan* (MARSH.) ENGL. et GRÄBN.
Carya tomentosa (S. 75, 295, 372) = *C. alba* (L.) C. KOCH.
Cassandra (S. 378) = *Lyonia*.
Cassandra calyculata (S. 377) = *Lyonia calyculata* (L.) RCHB.
(*Cassythia*) „*persea*“ (S. 78) = *Persea*.
Castanea vulgaris (S. 75, 218, 295, 358) = *C. sativa* MILL.
Casuarina quadrivalvis (S. 74) = *C. stricta* AIT.
Catalpa syringaefolia (S. 366, 380) = *C. bignonioides* WALT.
Centranthus macrosiphon (S. 36, 152, 235, 337, 338, 339, 381) = *Kentranthus macrosiphon* BOISS.
Centranthus ruber (S. 125, 337) = *Kentranthus ruber* (L.) DC.
Cephalanthera grandiflora (S. 276) = *C. alba* (CR.) SIMK.
Ceramanthus (S. 221, 373) = *Phyllanthus*.
Cerastium glomeratum (S. 65, 77, 103, 220, 432, 475) = *C. viscosum* L.
Cerasus arduennensis (S. 375) = *Prunus* sp.
Cerasus Juliana (S. 103, 225, 375) = *Prunus avium* L. var. *juliana* L.
Ceratocephalus falcatus (S. 103, 222, 374) = *Ranunculus falcatus* L.
Ceratotheca „biloba“ (S. 380) = *C. triloba* E. MEY.

- „Ceremanthus“ (richtig Ceramanthus) (S. 190, 191) = *Phyllanthus*.
 Cerinthe alpina (S. 378) = *C. glabra* MILL.
 „Chamacorchis“ alpina (S. 384) = *Chamaeorchis alpina* (L.) RICH.
 Chamaedorea corallina (S. 13) = *Morenia corallina* KARST.
 Chamaedorea „glaucophylla“ (S. 13) = *C. glaucifolia* WENDL. (?).
 Chamaedorea „latifolia“ (richtig latifrons) (S. 91, 244) = *C. Arembergiana* WENDL.
 Cheiranthus (S. 134) = *Erysimum*.
 Cheiranthus cheiri (S. 476) = *Erysimum cheiri* (L.) CR.
 Chimonanthus fragrans (S. 14, 23, 78, 280) = *C. praecox* (L.) LK.
 „Chimophila“ (S. 424) = *Chimaphila*.
 Chlora (S. 32) = *Blackstonia*.
 Chlora perfoliata (S. 151) = *Blackstonia perfoliata* (L.) HUDS.
 Chlorophytum „orchidearum“ (S. 239) = *C. orchidastrum* LINDL.
 Chlorophytum Sternbergianum (S. 7, 46, 47, 266) = *C. comosum* (THBG.) BAKER.
 „Chorozema“ varium (S. 226) = *Chorizema varium* BENTH.
 „Chrysacoma“ Coma-aurea (S. 153) = *Chrysocoma coma aurea* L.
 Citrullus citrullus (S. 100, 236, 381) = *Colocynthis citrullus* (L.) FRITSCH.
 Citrus vulgaris (S. 497) = *C. aurantium* L.
 Convallaria latifolia (S. 270) = *Polygonatum latifolium* (JACQ.) DESF.
 Convolvulus sepium (S. 231, 378, 500) = *Calystegia sepium* (L.) R. BR.
 „Corallia“ integerrima (S. 376) = *Carallia integerrima* DC.
 Coralliorrhiza innata (S. 262) = *Corallorrhiza trifida* CHÂTELAIN.
 Coralliorrhiza innata (S. 437) = *C. trifida* CHÂTELAIN.
 Cordyline cannaefolia (S. 8) = *C. terminalis* (JACQ.) KUNTH.
 Coriaria „myrtiflora“ (S. 229) = *C. myrtifolia* L.
 Coriaria „terminalis“ (S. 149, 229) = *C. terminalis* HEMSLEY.
 Cornucopiae „nocturnum“ (S. 90, 156, 242) = *C. cucullatum* L. (?).
 Cornus „Baileyi“ (S. 377) = *C. Baileyi* COULT. et EVANS.
 Cornus Purpusi (S. 377) = *C. obliqua* RAF.
 Coronilla montana (S. 376) = *C. coronata* L.
 Corydalis fabacea (S. 259) = *C. intermedia* (L.) MÉRAT.
 Corytholoma (S. 340) = *Reichsteineria*.
 Corytholoma cyclophyllum (S. 340, 366, 380, 475) = *Reichsteineria* sp.
 „Corytholoma“ (richtig Corytholoma) cyclophyllum (S. 233) = *Reichsteineria* sp.
 Cosmidium (S. 160, 168) = *Thelesperma*.
 Cosmidium Burridgeanum (S. 153, 163, 164, 237) = *Thelesperma* (forma hybrida).
 Cotoneaster vulgaris (S. 375) = *C. integerrima* MED.
 Crassocephalum (S. 153) = *Gynura*.
 Crassocephalum crepidioides (S. 163, 237) = *Gynura crepidioides* BENTH.
 Crassocephalum rubens (S. 163, 237) = *Gynura rubens* (SP. LE MOORE) MUSCHLER.
 Crataegus „oxycantha“ (S. 375) = *C. oxyacantha* L.
 Crepis virens (S. 26) = *C. capillaris* (L.) WALLER.
 Crocus reticulatus (S. 261, 262) = *C. variegatus* HOPPE et HORNSCH.
 Crocus „Thomasianus“ (S. 261) = *C. Tommasianus* HERB.

- Crocus „Tomasianus“* (S. 262) = *C. Tommasinianus* HERB.
„Cryptophragmidium“ zeylanicum (S. 380) = *Cryptophragmium zeylanicum* (ARN. et NEES) O. KTZE.
Cuphea „Zinnapanii“ (richtig Zimapani) (S. 126) = *C. lanceolata* AIT.
Cydonia japonica (S. 81, 103, 225) = *Chaenomeles japonica* (THBG.) LINDL.
Cydonia vulgaris (S. 81, 103, 110, 225, 375) = *C. oblonga* MILL.
Cypripedium spectabile (S. 384) = *Cypripedium reginae* WALT.
Cypripedium barbatum (S. 276) = *Paphiopedilum barbatum* (LINDL.) PFITZ.
Cypripedium „candidulum“ (S. 12) = *C. candidum* MÜHLENB. (?).
Cypripedium insigne (S. 276) = *Paphiopedilum insigne* (WALL.) PFITZ.
Cypripedium spectabile (S. 113, 423, 430) = *C. reginae* WALT.
Cypripedium venustum (S. 276) = *Paphiopedilum venustum* (WALL.) PFITZ.
Cytisus Adami (S. 226) = *C. purpureus* × *Laburnum anagyroides*.
Cytisus laburnum (S. 104, 226, 436) = *Laburnum anagyroides* MED.
Damasonium stellatum (S. 281) = *D. alisma* MILL.
Daphnopsis „Schwartzii“ (richtig Swartzii) (S. 147, 226) = *D. occidentalis* (SW.) KRUG et URBAN.
Dasyllirion „acrostichum“ (S. 174, 383, 520) = *D. acrotrichum* (SCHIEDE) ZUCC.
Delphinium „bicorné“ (S. 402) = *D. bicornutum* HEMS. (?).
Dendrophthora „gracile“ (S. 481) = *D. gracilis* EICHL.
Dicentra „mirabilis“ (S. 223) = *D. spectabilis* (L.) DC. (?).
Dichorisandra ovata (S. 37) = *D. Gaudichaudiana* KTH.
Didiera (287) = *Didierea*.
Dieffenbachia „Daraquiniana“ (S. 91, 107, 244, 384) = *D. picta* (LODD.) SCHOTT var. *Barraquiniana* (VERSCHAFFELT et LEMAIRE) ENGL.
„Diervillia“ (S. 50) = *Diervilla*.
Dioscorea „Tocoro“ (S. 10) = *D. tokoro* MAKINO.
Dorstenia „drakeana“ (S. 218, 372, 478) = *D. drakena* L.
Dracocephalum peltatum (S. 380) = *Lallemantia peltata* (L.) FISCH. et MEY.
Drosera obovata (S. 515) = *D. longifolia* × *rotundifolia*.
Echeveria „Desmatiana“ (richtig Desmetiana) (S. 267) = *Cotyledon Peacockii* BAK.
Echinops „exaltatum“ (richtig exaltatus) (S. 382) = *E. commutatus* JUR. (?).
Echinops „sphaericus“ (S. 153) = *E. sphaerocephalus* L.
Edwardsia grandiflora (S. 226) = *Sophora tetraptera* J. MILL.
Elaeagnus hortensis (S. 104, 226) = *E. angustifolia* L.
Eleusine „caracana“ (S. 384) = *E. coracana* GÄRTN.
Elodea (S. 46, 47) = *Helodea*.
Elodea canadensis (S. 3, 42, 116, 267, 313, 348) = *Helodea canadensis* RICH.
Emilia amplexicaulis (S. 112, 238) = *Senecio* sp.
Emilia sagittata (S. 112, 154, 238, 382) = *Senecio* sp.
Endymion nutans (S. 267, 305, 306, 315) = *Scilla nonscripta* (L.) HOFFGG. et LK.

- Epilobium angustifolium* (S. 105, 137, 189, 227, 269, 299, 376, 442) = *Chamaenerion angustifolium* (L.) SCOP.
Epilobium Dodonaei (S. 105, 227, 442) = *Chamaenerion palustre* SCOP.
Epilobium Fleischeri (S. 105) = *Chamaenerion Fleischeri* (HOCHST.) FRITSCH.
Epilobium trigonum (S. 105) = *E. alpestre* (JACQ.) KROCK.
Epimedium niveum (S. 14) = *E. macranthum* MORR. et DCN.
Epipactis pubescens (S. 105, 176, 243, 249) = *Ponthieva glandulosa* (SIMS) R. BR.
Epipactis rubra (S. 276) = *Cephalanthera rubra* (L.) RICH.
„*Epirrhizanthès*“ (richtig *Epirixanthès*) (S. 83, 148, 408, 498) = *Salomonìa*.
„*Epirrhizanthès*“ (richtig *Epirixanthès*) *cylindrica* (S. 228, 376, 498) = *Salomonìa cylindrica* (BL.) KURZ.
„*Epirrhizanthès*“ (richtig *Epirixanthès*) *elongata* (S. 228, 376, 498) = *Salomonìa elongata* (BL.) KURZ.
Eria stellata (S. 276) = *E. javanica* BL.
Erigeron Karwinskianus var. *mucronatus* (S. 124, 236, 504) = *E. mucronatus* DC.
Erodium „gruinum“ (S. 376) = *E. gruinum* (L.) L'HER.
Erophila (S. 487) = *Draba*.
Erophila verna (S. 487) = *Draba verna* L.
„*Eryobotrya*“ *japonica* (S. 225) = *Eriobotrya japonica* (THBG.) LINDL.
Erythraea (S. 32) = *Centaurium*.
Erythraea centaurium (S. 97, 125, 151, 381) = *Centaurium umbellatum* GILIB.
Erythraea Centaurium (S. 234, 302) = *Centaurium umbellatum* GILIB.
Eucharis amazonica (S. 90, 100, 102, 241) = *E. grandiflora* PLANCH.
Eugenia caryophyllata (S. 496) = *Caryophyllus aromaticus* L.
Eugenia „formosana“ (S. 496) = *Jambosa formosa* (WALL.) WIGHT. (?).
Eugenia grandis (S. 496) = *Jambosa grandis* (WIGHT) BL.
Eugenia Jambolana (S. 496) = *Syzygium jambolanum* (LAM.) DC.
Eugenia Jambos (S. 496) = *Jambosa vulgaris* DC.
Eulalia japonica (S. 157) = *Miscanthus sinensis* ANDERSS.
Eupatorium „ageratioides“ (S. 236) = *E. ageratioides* L. f.
Eupatorium „Weismanneanum“ (richtig *Weinmannianum*) (S. 236) = *E. ligustrinum* DC.
Euphorbia „coralloides“ (S. 221, 373) = *E. coralloides* L.
Euphorbia Preslii (S. 373) = *E. nutans* LAG.
Euphorbia procera (S. 34, 77, 213, 214, 221, 251, 361, 373) = *E. villosa* W.K.
Euphorbia variegata (S. 221, 373) = *E. marginata* PURSH.
Fagopyrum esculentum (S. 23, 76, 273, 373) = *F. sagittatum* GILIB.
Ficaria ranunculoides (S. 60) = *Ranunculus ficaria* L.
„*Fiurina*“ *simplex* (S. 11) = *Fuirena simplex* VAHL.
Fragaria vesca var. *americana* (S. 491) = *F. americana* (PORTER) BRITTON.
„*Fuirina*“ (S. 43) = *Fuirena*.
Fumana procumbens (S. 80, 137, 223) = *F. vulgaris* SPACH.
Funkia (S. 134, 137, 520) = *Hosta*.

- Funkia ovata* (S. 155, 466, 469, 472, 520) = *Hosta coerulea* (ANDREWS) TRATT.
Gagea „silvestris“ (richtig *silvatica*) (S. 383) = *G. lutea* (L.) KER.
Galatella rigida (S. 155) = *Aster trinervis* DESF.
Galium „tinctorum“ (S. 235, 381) = *G. tinctorium* L.
Gentiana acaulis (S. 100, 234) = *G. Clusii* PERR. et SONG. (?).
Gentiana germanica (S. 36, 151) = *G. Wettsteinii* MURB. (?).
Geranium cristatum (S. 35) = *G. albanum* M. B.
Gladiolus „gandaviensis“ (richtig *gandavensis*) (S. 10) = *G. cardinalis* \times *psittacinus*.
Glaucium luteum (S. 439, 487) = *G. flavum* CR.
Globularia „tricosantha“ (S. 86, 233) = *G. trichosantha* FISCH. et MEY.
Glossocomia clematidea (S. 382) = *Codonopsis clematidea* SCHRENCK.
Gloxinia hybrida (S. 275) = *Sinningia* (forma hybrida).
„Goniostema“ (S. 86) = *Geniostoma*.
„Goniostema“ „Lacistemon“ (richtig *lasiostemon*) β . „*mollucanum*“ (S. 234) = *Geniostoma moluccanum* VALET.
Goodyera discolor (S. 276, 393, 431, 437) = *Haemaria discolor* (KER) LINDL.
Goodyera „tessulata“ (richtig *tessellata*) (S. 525) = *G. pubescens* (WILLD.) R. BR.
„Gyanura“ (S. 153) = *Gynura*.
„Gyanura“ aurantiaca (S. 163) = *Gynura aurantiaca* DC.
Gymnadenia albida (S. 243) = *Leucorchis albida* (L.) RICH.
Gymnocladus canadensis (S. 376) = *G. dioeca* (L.) C. KOCH.
Gypsophila saxifraga (S. 103, 220, 432) = *Tunica saxifraga* (L.) SCOP.
Gyrostachys (S. 183) = *Spiranthes*.
Gyrostachys cernua (S. 113, 120, 124, 175, 176, 243, 249) = *Spiranthes cernua* (L.) RICH.
Gyrostachys gracilis (S. 113, 116, 120, 124, 138, 175, 176, 243, 249) = *Spiranthes gracilis* (BIGEL.) BECK.
Habenaria ciliaris (S. 243) = *Platanthera ciliaris* (L.) LINDL.
Habenaria integra (S. 243) = *Platanthera integra* (NUTT.)
Habenaria tridentata (S. 525) = *Platanthera clavellata* (Michx.)
Haemanthus „tigrinum“ (S. 241) = *H. tigrinus* JACQ.
Halimium halimifolium (S. 110, 137, 223, 298, 308, 374) = *Helianthemum halimifolium* (L.) WILLD.
„Halimum“ (richtig *Halimium*) *halimifolium* (S. 80) = *Helianthemum halimifolium* (L.) WILLD.
Hamamelis arborea (S. 256) = *H. japonica* S. et Z.
„Hedyosmium“ (S. 342) = *Hedyosmium*.
„Hedyosmium“ arborescens (S. 102, 219, 372, 427) = *Hedyosmium arborescens* SW.
„Hedyosmium“ nutans (S. 76, 102, 219, 372, 427) = *Hedyosmium nutans* SW.
Heeria rosea (S. 227, 376) = *Heterocentron roseum* A. BR.
Helianthemum chamaecistus (S. 80) = *H. ovatum* (VIV.) DUN.
Helianthus „maximilianus“ (S. 153) = *H. Maximiliani* SCHRAD.
Helianthus „Maximilianus“ (S. 356) = *H. Maximiliani* SCHRAD.
Helichrysum angustifolium (S. 318) = *H. italicum* (ROTH) GUSS.
„Helleborus“ europaeus (S. 222) = *Trollius europaeus* L. (?).

- Helleborus graveolens* (S. 259) = *H. atrorubens* × *odorus*.
Helosis „mexicanus“ (S. 373) = *H. mexicana* LIEBM.
Hepatica acutiloba (S. 103, 137, 222, 259) = *Anemone acutiloba* (DC.) LAWS.
Heteractia (S. 422, 430) = *Tradescantia*.
Heteranthera „limosum“ (S. 240) = *H. limosa* VAHL.
„Heteropteryx“ (S. 497) = *Heteropteris*.
„Heteropteryx“ coerulea (S. 497) = *Heteropteris coerulea* H. B. K.
„Heteropteryx“ syringaeifolia (S. 497) = *Heteropteris syringifolia* GRIS.
Heuchera „purpurea“ (S. 375) = *H. sanguinea* ENGELM. (?).
Hicoria pecan (S. 273) = *Carya pecan* (MARSH.) ENGL. et GRÄBN.
Hieracium albidum (S. 512) = *H. inlybaceum* ALL.
Hieracium boreale (S. 515, 535) = *H. silvestre* TAUSCH. (?).
Hieracium danicum (S. 512) = *H. umbrosum* JORD.
Hieracium dovrense groenlandicum (S. 512) = *H. groenlandicum* ARV. TOUV.
Hieracium silvaticum marginellum (S. 512) = *H. marginellum* DAHLST.
Himantoglossum (S. 28, 40, 49, 51, 65, 278, 437) = *Loroglossum*.
Himantoglossum hircinum (S. 12, 39, 47, 66, 243, 262, 276, 317, 424, 437) = *Loroglossum hircinum* (L.) RICH.
Hordeum sativum distichum (S. 157) = *H. distichum* L.
Hordeum tetrastichum (S. 157) = *H. vulgare* L.
Hosta ovata (S. 7) = *H. coerulea* (ANDREWS) TRATT.
Hyacinthus non scriptus (S. 133) = *Scilla nonscripta* (L.) HOFFMGG. et LK.
„Hydrobium“ olivaceum (S. 200, 225) = *Hydrobryum olivaceum* TUL.
„Hymenocallis“ lutea (S. 383) = *Hemerocallis flava* L. (?).
Hypericum quadrangulum (S. 224) = *H. maculatum* CR.
Hypoxis „procumbens“ (S. 47, 249) = *H. decumbens* L. (?).
Impatiens „Balsamine“ (S. 377) = *I. balsamina* L.
Impatiens fulva (S. 3, 229, 377) = *I. biflora* WALT.
Ipomoea purpurea (S. 42) = *Pharbitis purpurea* (L.) VOIGT.
Iris „pseudoacorus“ (S. 383, 443) = *I. pseudoacorus* L.
Iris stylosa (S. 90, 241) = *I. unguicularis* POIR.
Ixia coccinea (S. 10) = *I. patens* SOL. (?).
„Ixolirion“ (S. 89) = *Ixiolirion*.
„Ixolirion“ montanum (S. 9, 32, 47, 137, 156, 241, 349, 350, 351, 383) = *Ixiolirion montanum* HERB.
„Ixolirion“ „Palassii“ (richtig Pallasii) (S. 288) = *Ixiolirion montanum* HERB.
„Ixolirion“ „tartaricum“ (S. 241) = *Ixiolirion tataricum* HERB.
Juncus lamprocarpus (S. 241, 383) = *J. articulatus* L.
Jussieuia villosa (S. 106, 376) = *J. suffruticosa* L.
Kalmia glauca (S. 231, 377) = *K. polifolia* WANGH.
Knaulia neglecta (S. 583) = *K. arvensis* (L.) COULT.
Knaulia silvatica (S. 36) = *K. dipsacifolia* (HOST) GREIN. et GODR. (?).
Koeleria cristata (S. 157, 242) = *K. pyramidata* (LAM.) DOMIN.
Krynitzkya barbiger (S. 339, 378) = *Cryptanthus barbiger* (A. GR.) GRAENE.
Lactuca muralis (S. 153, 238, 275, 288, 318) = *Cicerbita muralis* (L.) WALLR.

- Laelia Brysiana* (S. 276) = *L. elegans* RCHB. f.
Lagenaria lagenaria (S. 124, 236, 334) = *L. vulgaris* SER.
Lennoa „madreporioides“ (S. 378, 428, 585) = *L. madreporoides* LEX.
Lens esculenta (S. 435) = *L. culinaris* MED.
„Leprodyclis“ holosteoides (S. 584) = *Lepyrodiclis holosteoides* (C. A. MEY.) FENZL.
Leptosiphon „androsace“ (richtig *androsaceus*) (S. 361, 378) = *Gilia androsacea* (BENTH.) STEUD.
Leucanthemum lacustre (S. 153, 356) = *Chrysanthemum* sp.
Limnanthemum „nymphaeoides“ (richtig *nymphoides*) (S. 234, 381) = *Nymphoides peltata* (GMEL.) KTZE.
Limnocharis emarginata (S. 88, 155, 176, 238, 275, 323, 382, 428, 432, 517) = *L. flava* (L.) BUCH.
Limnocharis Humboldtii (S. 582) = *Hydrocleis nymphoides* WILLD.
Limodorum (S. 423) = *Centrosis*.
Limodorum abortivum (S. 13, 276) = *Centrosis abortiva* (L.) SW.
Linaria cymbalaria (S. 379) = *Cymbalaria muralis* G. M. SCH.
Linum perenne var. *austriacum* (S. 228, 376) = *L. austriacum* L.
Lobelia „Cliffordiana“ (S. 382) = *L. Cliffortiana* L.
Lolium italicum (S. 156) = *L. multiflorum* LAM.
Lonicera „Ledebouria“ (S. 234) = *L. Ledebourii* ESCHSCH.
Lophospermum coeruleum (S. 232) = *Maurandia* sp.
Loranthus sphaerocarpus (S. 76, 141, 373) = *Elytranthe globosa* (ROXB.) ENGL.
Loxococcus „rupicolor“ (S. 158) = *L. rupicola* WENDL. et DRUDE.
Luffa petola (S. 178, 235) = *L. cylindrica* (L.) RÖM.
Lupinus „Crushankii“ (S. 376) = *L. mutabilis* SW. f. *Cruckshanksii* (HOOK.).
Lychnis alba (S. 476) = *Melandryum album* (MILL.) GARCKE.
Lychnis dioica (S. 65, 220, 281, 432) = *Melandryum silvestre* (SCHK.) RÖHL.
Lysimachia ciliata (S. 377) = *Steironema ciliatum* (L.) RAF.
Magnolia obovata (S. 14, 23, 50) = *M. denudata* LAM.
Magnolia Soulangeana (S. 14, 23) = *M. denudata* × *precia*.
Magnolia Yulan (S. 14, 23) = *M. precisa* CORR.
Malpighia „coccinea“ (S. 83, 228) = *M. coccigera* L. (?).
Malus communis (S. 110) = *M. pumila* MILL.
Malva capensis (S. 228) = *Malvastrum capense* (L.) GARCKE.
Malva limensis (S. 35, 83, 227) = *Malvastrum limense* (L.) BALL.
Malva rotundifolia (S. 35, 376, 406) = *M. neglecta* WALLR.
Maranta sanguinea (S. 12) = *Stromanthe sanguinea* (HOOK.) SOND.
Martynia louisiana (S. 151, 233, 380) = *Proboscidea louisiana* (MILL.) WOOTON et STANDLEY.
Martynia Louisiana (S. 317) = *Proboscidea louisiana* (MILL.) WOOTON et STANDLEY.
Medeola „virginica“ (S. 240) = *M. virginiana* L.
Melandrium rubrum (S. 103, 109, 220, 358, 373, 432) = *Melandryum silvestre* (SCHK.) RÖHL.
Melandryum vespertinum (S. 373) = *M. album* (MILL.) GARCKE.
Melanthus „cosmosus“ (S. 377) = *M. comosus* VAHL.
Mentha viridis (S. 380, 403) = *M. spicata* L.

- Mentzelia „Gonsatti“ (S. 224) = *M. Conzattii* GREENM.
 Merendera „sobolifera“ (S. 260) = *M. sobolifera* C. A. MEY.
 Mesembryanthemum „linguiformis“ (S. 220, 433) = *M. linguiforme* L.
 Mesembryanthemum „pomederianum“ (S. 220) = *M. pomeridianum* L.
 Mespilus Smithii (S. 375) = *Crataegus monogyna* × *Mespilus germanica*.
 Micrampelis lobata (S. 133, 152, 236, 275, 381) = *Echinocystis lobata* (MICHX.) TORR. et GRAY.
 Mimulus luteus (S. 50) = *M. guttatus* DC.
 Molopospermum cicutarium (S. 149) = *M. peloponnesiacum* (L.) KOCH.
 Moneses (S. 424) = *Pirola*.
 Moneses grandiflora (S. 377) = *Pirola uniflora* L.
 Monochaetum ensiferum (S. 111, 161, 376) = *M. alpestre* NAUD.
 Monochaetum „ensiforme“ (richtig ensiferum) (S. 227) = *M. alpestre* NAUD.
 Monotropa hypopithys (S. 377) = *M. multiflora* (SCOP.) FRITSCH. (?).
 Monotropa hypopitys (S. 104, 123, 231) = *M. multiflora* (SCOP.) FRITSCH. (?).
 Montbretia „crocasmiaefolia“ (richtig crocosmaeflora) (S. 10) = *Tritonia aurea* × *Pottsii*.
 Musa ornata (S. 553) = *M. rosacea* JACQ.
 Myosotis hispida (S. 411) = *M. collina* HOFFM.
 Myrica „Lobii“ (S. 75, 218, 295, 372) = *M. Lobbii* TEYSM. et BINN.
 Myrica rubra (S. 582) = *M. nagi* THBG.
 Najas major (S. 5, 7, 47, 155, 267, 323, 383, 421, 476, 517, 560) = *N. marina* L.
 „Narzissus“ (S. 250) = *Narcissus*.
 Nemophila nemorosa (S. 232) = *N. phacelioides* NUTT.
 Neottia ovata (S. 13) = *Listera ovata* (L.) R. BR.
 „Nephlosperma“ (S. 158) = *Nephrosperma*.
 Nephthytis liberica (S. 91, 384) = *N. Afzelii* SCHOTT.
 Nicotiana „plantaginifolia“ (S. 500) = *N. plumbaginifolia* VIV. (?).
 Nymphaea (S. 26, 269) = *Castalia*.
 Nymphaea (S. 487) = *Nuphar*.
 Nymphaea advena (S. 222, 374, 414, 476, 487) = *Nuphar advena* (SOL.) R. BR.
 Nymphaea alba (S. 15, 33, 47) = *Castalia alba* (L.) WOOD.
 Nymphaea coerulea (S. 15) = *Castalia stellata* (WILLD.) BL.
 Nymphaea dentata (S. 50) = *Castalia lotus* (L.) TRATT.
 Nymphaea gigantea (S. 15) = *Castalia gigantea* (HOOK.) BRITTON.
 Nymphaea Marliacea × Leideckeri (S. 15) = *Castalia* (forma hybrida).
 Nymphaea rosea (S. 47) = *Castalia* sp.
 Oenone „Marwynensis“ (S. 196) = *O. marowynensis* WENT.
 Omphalodes „linifolium“ (S. 378) = *O. linifolia* MNCH.
 Onobrychis sativa (S. 376) = *O. viciaefolia* SCOP.
 Onosma echioides (S. 131, 378) = *O. Visianii* CLEM. (?).
 Ophrys arachnites (S. 276) = *O. fuciflora* (CR.) RCHB.
 Ophrys „Berteroni“ (S. 242) = *O. Botteronii* CHODAT. (?).
 Ophrys myodes (S. 102, 161, 242, 276) = *O. muscifera* HUDS.
 „Opoponax“ chironium (S. 84) = *Opopanax chironium* (L.) KOCH.

- Orchis galeata* (S. 243) = *O. militaris* L.
Orchis pyramidalis (S. 276) = *Anacamptis pyramidalis* (L.) RICH.
Ornithogalum stachyoides (S. 155) = *O. narbonense* L.
Orobis angustifolius (S. 104, 226, 376, 436) = *Lathyrus* sp.
Ourivandra (S. 582) = *Aponogeton*.
Oxybaphus micranthus (S. 584) = *Mirabilis micrantha* (CHOISY) HEIMERL.
Oxybaphus nyctagineus (S. 220, 250, 373, 584) = *Mirabilis nyctaginea* (MICHX.) MAC MILL.
Oxybaphus viscosus (S. 373) = *Mirabilis viscosa* CAV.
Oxycoccus (S. 377) = *Vaccinium*.
Pandanus „Artocarpus“ (S. 158, 197, 243, 384) = *P. atrocarpus* GRIFF.
Panicum variegatum (S. 12) = *Oplismenus imbecillis* (R. BR.) KTH.
„Paphiopedium“ (S. 176) = *Paphiopedilum*.
„Paphiopedium“ insigne (S. 124) = *Paphiopedilum insigne* (WALL.) PFITZ.
„Parsonia“ Rheedii (S. 234) = *Parsonsia Rheedii* F. VILLAR.
„Partenschlagia“ ramosissima (S. 84) = *Portenschlagia ramosissima* (PORT.) VIS.
Passiflora adenophylla (S. 299, 374) = *P. alba* LK. et OTTO.
Pedicularis caespitosa (S. 111, 232, 379) = *P. rhaetica* KERN.
Peltandra undulata (S. 13, 38) = *P. virginica* (L.) KTH.
Peperomia Fraseri var. *resediflora* (S. 209, 211, 219) = *P. resediflora* LINDEN et ANDRÉ.
Peperomia „Sintensis“ (S. 209, 218) = *P. Sintensis* C. DC.
Peristylus grandis (S. 437) = *Habenaria goodyeroides* DON.
Persica vulgaris (S. 110) = *Prunus persica* (L.) STOKES.
Petasites niveus (S. 237) = *P. paradoxus* (RETZ.) BAUMG.
Petroselinum sativum (S. 111, 149, 230) = *P. hortense* HOFFM.
Phajus Blumei (S. 317) = *P. Tankervilleae* (AIT.) BL.
Phajus grandiflorus (S. 431, 437) = *P. Tankervilleae* (AIT.) BL.
Phajus grandifolius (S. 175, 243, 276, 317) = *P. Tankervilleae* (AIT.) BL.
Phalaenopsis grandiflora (S. 276, 431, 437) = *P. amabilis* (L.) BL.
Phaseolus multiflorus (S. 104, 116, 226, 376, 436) = *P. coccineus* L.
Phelipaea coerulea (S. 233, 380) = *Orobanche purpurea* JACQ.
Phycagrostis (S. 49) = *Cymodocea*.
Phyllocoryne jamaicensis (S. 373) = *Scybalium jamaicense* (SW.) EICHL.
Physochlaena „orientale“ (S. 259) = *P. orientalis* (M. B.) DON.
*Physostegia*¹⁾ *„virginica“* (S. 380) = *P. virginiana* BENTH.
Phytolacca decandra (S. 23, 31, 77, 329, 334, 373) = *P. americana* L.
*Pieris*¹⁾ (S. 378) = *Lyonia*.
Pieris japonica (371) = *Lyonia japonica* (THBG.).
Pinanga „Kuhlei“ (S. 384) = *P. Kuhlii* BL.
Piper „adunca“ (S. 218, 372) = *P. aduncum* L.
Piper betel (S. 164, 203, 204) = *P. betle* L.
Piper Betel (S. 3, 141, 218, 372) = *P. betle* L.

¹⁾ Siehe Berichtungen!

- Piper blandum* (S. 203) = *Peperomia blanda* (JACQ.) H. B. K.
Pirus malifolia (S. 375) = *Pirus communis* \times *Sorbus aria* (?).
Pirus malus (S. 103, 225, 257, 335, 375, 495, 549) = *Malus pumila* MILL.
Pistacia Narbonnensis (S. 477) = *P. vera* L.
Plantago arenaria (S. 381) = *P. indica* L.
Poinsettia pulcherrima (S. 77, 101, 109, 114, 213, 221) = *Euphorbia pulcherrima* WILLD.
Polyembryum (S. 497) = *Esenbeckia*.
Polyembryum castanocarpum (S. 497) = *Esenbeckia grandiflora* MART.
Polyembryum Jussieui (S. 497) = *Esenbeckia* sp.
Polygala chamaebuxus (S. 148) = *Chamaebuxus alpestris* SPACH.
Polygala Chamaebuxus (S. 34) = *Chamaebuxus alpestris* SPACH.
Polygala „myrtiflora“ (S. 104, 161, 229) = *P. myrtifolia* L.
Polygonatum vulgare (S. 104, 240) = *P. officinale* ALL.
Populus deltoides (S. 256) = *P. canadensis* MNCH.
Populus monilifera (S. 256) = *P. virginiana* Foug.
Potentilla silvestris (S. 492) = *P. erecta* (L.) HAMPE.
Poterium muricatum (S. 56, 81, 290) = *Sanguisorba muricata* (SPACH) GREMLI.
Pothos „longifolia“ (S. 269, 276, 384) = *P. longifolius* PRESL.
Primula acaulis (S. 231) = *P. vulgaris* HUDS.
Primula officinalis (S. 84, 230, 259, 264, 265, 266, 274, 281, 310, 322, 335, 377) = *P. veris* L.
Pulsatilla vernalis (S. 259) = *Anemone vernalis* L.
Puschkinia „aloides“ (S. 277) = *P. scilloides* ADAMS.
Pyrethrum (S. 188, 195, 216, 252) = *Chrysanthemum*.
Pyrethrum aureum (S. 237) = *Chrysanthemum parthenium* (L.) PERS.
Pyrethrum balsaminatum (S. 87, 237) = *Chrysanthemum balsamita* L.
Pyrethrum corymbosum (S. 87, 119) = *Chrysanthemum corymbosum* L.
Pyrethrum parthenifolium (S. 214, 215, 251) = *Chrysanthemum parthenium* (L.) PERS.
Pyrethrum partheniifolium (S. 124) = *Chrysanthemum parthenium* (L.) PERS.
Pyrethrum parthenium (S. 87, 237) = *Chrysanthemum parthenium* (L.) PERS.
Quercus pedunculata (S. 273, 477) = *Q. robur* L.
Rafflesia „Hasseli“ (S. 222) = *R. Hasseltii* SURINGAR.
„Razoumofvskya“ (richtig Razoumowskya) (S. 475) = *Arceuthobium*.
Rhinanthus (S. 134) = *Alectorolophus*.
Rhododendron rhodora (S. 231) = *R. canadense* (L.) ZABEL.
Ribes gordonianum (S. 445) = *R. aureum* \times *sanguineum*.
Ribes pallidum (S. 224, 257, 375) = *R. petraeum* \times *rubrum*.
Richardia africana (S. 13) = *Zantedeschia aethiopica* (L.) SPR.
Rosa livida (S. 107, 225) = *R. rubrifolia* VILL.
Rosa myriacantha (S. 110, 225, 375) = *R. spinosissima* L.
Sabulina longifolia (S. 220) = *Minuartia* sp. (?).
Saccolabium ampullaceum (S. 243) = *Ascocentrum ampullaceum* (LINDL.) SCHLECHTER.
Sagittaria variabilis (S. 298, 348, 382) = *S. latifolia* WILLD.
Salpiglossis picta (S. 379) = *S. sinuata* R. et P.

- Salpiglossis variabilis (S. 379) = *S. sinuata* R. et P.
 Sarcocolla „furcata“ (S. 376) = *S. fucata* (L.) DC.
 „Sarophyte“ sanguinea (S. 373) = *Sarcophyte sanguinea* SPARRM.
 Sarothamnus (S. 334) = *Cytisus*.
 Sarracenia Chelsoni (S. 145) = *S.* (forma hybrida).
 Saxifraga cordifolia (S. 137) = *Bergenia cordifolia* (HAW.) A. BR.
 Saxifraga „Huetti“ (S. 224) = *S. cymbalaria* L. var. *Huetiana*
 (BOISS.) ENGL. et IRMSCHER.
 Saxifraga „Huettii“ (S. 103) = *S. cymbalaria* L. var. *Huetiana*
 (BOISS.) ENGL. et IRMSCHER.
 Saxifraga ligulata (S. 137, 224) = *Bergenia ligulata* (WALL.) ENGL.
 Saxifraga sponhemica (S. 81, 137) = *S. groenlandica* L. var.
 Scabiosa „branchiata“ (S. 36) = *Tremastelma brachiatum* (SIBTH.) RAF.
 Scepasma buxifolia (S. 190, 221) = *Phyllanthus buxifolius* (BL.)
 MÜLL. ARG.
 Sciaphila „Schwakeana“ (S. 428) = *S. Schwackeana* JOHOW.
 Scilla campanulata (S. 112, 193, 239) = *S. hispanica* MILL.
 Scilla maritima (S. 206) = *Urginea maritima* (L.) BAK.
 Scilla patula (S. 288) = *S. hispanica* MILL.
 Scirpus lacustris (S. 29, 43) = *Schoenoplectus lacustris* (L.) PALLA.
 Scirpus paluster (S. 43, 44) = *Heleocharis palustris* (L.) R. BR.
 Selenipedium cardinale (S. 12) = *Paphiopedilum* (forma hybrida).
 Sempervivum acuminatum (S. 224) = *S. glaucum* TEN.
 Sempervivum styriacum (S. 224) = *S. Braunii* FUNK.
 Senecio alpestris (S. 154, 164, 382) = *S. ovirensis* (KOCH) DC.
 Senecio cordatus (S. 382) = *S. alpinus* (L.) SCOP.
 Senecio nebrodensis (S. 449) = *S. rupestris* W. K. (?).
 Serapias pseudocordigera (S. 102, 175, 243) = *S. vomeracea* (BURM.)
 BRIQ.
 Seseli „montana“ (S. 84, 230) = *S. montanum* L.
 Sesleria coerulea (S. 156, 242) = *S. varia* (JACQ.) WETTST. (?).
 „Shephardia“ (S. 376) = *Shepherdia*.
 „Shephardia“ canadensis (S. 104, 111, 173, 226) = *Shepherdia*
canadensis (L.) NUTT.
 Sida napaea (S. 35) = *Napaea dioica* L.
 Silene cucubalus (S. 65, 77, 103, 220, 432) = *S. vulgaris* (MNCH.)
 GARCKE.
 Silene „Frywaldskyana“ (S. 358, 373, 584) = *S. Friwaldskyana*
 HAMPE.
 Silphium „terebinthaceum“ (S. 237) = *S. terebinthinaceum* JACQ.
 Sinningia „Lindleyana“ (richtig Lindleyi) (S. 177, 477) = *Gesneria*
calycina SW.
 Sisymbrium taraxacifolium (S. 79, 94, 223) = *S. austriacum* JACQ.
 var. *taraxacifolium* (DC.) GREIN. et GODR.
 Sisymbrium Thalianum (S. 79, 94, 223, 308) = *Arabidopsis Thaliana*
 (L.) HEYNH.
 Sobralia „micrantha“ (S. 276, 423, 431) = *S. macrantha* LINDL.
 Sparganium ramosum (S. 38, 92, 419) = *S. erectum* L.
 „Spathiglottis“ (S. 265) = *Spathoglottis*.
 Spathyema foetida (S. 244) = *Symplocarpus foetidus* (L.) SALISB.
 Specularia speculum (S. 342, 382) = *Legousia speculum* (L.) FISCH.

- Spiraea filipendula* (S. 81, 103, 225, 375) = *Filipendula hexapetala* GILIB.
Spiraea Lindleyana (S. 81, 103, 225, 375) = *Sorbaria Lindleyana* (WALL.) MAXIM.
Tabernaemontana „Wallichii“ (S. 55) = *T. Wallichiana* STEUD.
„Talinum“ patens (S. 373) = *Talinum patens* (JACQ.) WILLD.
Tanacetum (S. 188, 195, 216) = *Chrysanthemum*.
Tanacetum vulgare (S. 87, 124, 195, 215, 216, 237, 252) = *Chrysanthemum vulgare* (L.) BERNH.
Taraxacum croceum (S. 510) = *T. nivale* LANGE.
Taraxacum erythrospermum (S. 510) = *T. laevigatum* (WILLD.) DC.
Taraxacum Gelertii (S. 510) = *T. obliquum* (FR.) DAHLST.
Taraxacum intermedium (S. 510) = *T. obliquum* (FR.) DAHLST. (?).
Taraxacum Ostenfeldii (S. 510) = *T. officinale* WEB.
Taraxacum speciosum (S. 510) = *T. officinale* WEB.
Taraxacum vulgare (S. 510, 511) = *T. officinale* WEB.
Telekia speciosa (S. 153) = *Bupthalamum speciosum* SCHREB.
Thesium intermedium (S. 50) = *T. linophyllum* L.
Tiaridium indicum (S. 378) = *Heliotropium indicum* L.
„Tinnantia“ (S. 422, 430) = *Tinantia*.
„Tinnantia“ fugax (S. 383) = *Tinantia fugax* SCHEIDW.
Tournefortia heliotropioides (S. 378) = *Heliotropium anchusaefolium* POIR.
Tradescantia albiflora (S. 11, 37, 383) = *T. fluminensis* VELL.
Tradescantia discolor (S. 11) = *Rhoeo discolor* (L'HÉRIT.) HANCE.
Tradescantia elata (S. 11) = *T. virginiana* L.
Tradescantia „elatior“ (S. 90, 241) = *T. virginiana* L. (?).
Tradescantia virginica (S. 11, 37, 90, 104, 241, 269, 383) = *T. virginiana* L.
Triticum repens (S. 157) = *Agropyron repens* (L.) BEAUV.
Triticum vulgare (S. 12, 157, 242, 275, 384, 391) = *T. aestivum* L.
Tritoma Tuckii (S. 8) = *Kniphofia Tuckii* (SKEELS) PRAIN.
Tropaeolum peregrinum (S. 376) = *T. aduncum* SM.
Tuberaria guttata (S. 80, 100, 137, 177, 223, 298, 374) = *Helianthemum guttatum* (L.) MILL.
Tulipa „Kalpakowskiana“ (S. 239) = *T. Kolpakowskyana* REG.
Tunica prolifera (S. 220, 432) = *Kohlrauschia prolifera* (L.) KTH.
Ulmaria (S. 291) = *Filipendula*.
Ulmaria filipendula (S. 290) = *Filipendula hexapetala* GILIB.
Ulmus montana (S. 176, 267, 273, 291, 292) = *U. scabra* MILL.
Ulmus pedunculata (S. 176, 273, 291, 292) = *U. laevis* PALL.
„Uroskineria“ spectabilis (S. 379) = *Uroskinnera spectabilis* LINDL.
Uvularia sessiliflora (S. 7, 239, 260) = *U. sessilifolia* L.
Vaccaria vaccaria (S. 373, 432) = *V. pyramidata* MED.
Vaccinium „varingaefolium“ (S. 377) = *V. varingaefolium* MIQ.
Valerianella olitoria (S. 36, 235, 337, 381, 406) = *V. locusta* (L.) BETCKE.
Veltheimia viridiflora (S. 357, 383) = *V. capensis* (L.) RED.
„Velthemia“ (S. 89, 115, 130) = *Veltheimia*.
„Velthemia“ viridiflora (S. 112, 240) = *Veltheimia capensis* (L.) RED.
Verbena „Aubrietiae“ (S. 233) = *V. aubletia* JACQ.

- Vernonia „cineraria“ (S. 153, 382) = *V. cinerea* LESS. (?).
 Vernonia „Cineraria“ (S. 236) = *V. cinerea* LESS. (?).
 Veronica Andersonii (S. 379) = *V. salicifolia* × *speciosa* (?).
 Veronica austriaca (S. 379) = *V. dentata* SCHM.
 Veronica Buxbaumii (S. 379) = *V. Tournefortii* GMEL.
 Veronica longifolia (S. 232, 379) = *V. maritima* L.
 Veronica persica (S. 232, 340, 366, 371, 379) = *V. Tournefortii* GMEL.
 Veronica „Poenae“ (S. 379) = *V. Poenae* GOUAN.
 Vincetoxicum (S. 47, 317, 502) = *Cynanchum*.
 Vincetoxicum acutum (S. 16) = *Cynanchum acutum* L.
 Vincetoxicum medium (S. 502) = *Cynanchum medium* (DCN.) SCHUM.
 Vincetoxicum nigrum (S. 16, 45, 46, 55, 234, 265, 299, 313, 315, 317, 334, 428, 432, 470, 476, 502) = *Cynanchum nigrum* (L.) PERS.
 Vincetoxicum officinale (S. 46, 234, 381, 428, 432, 476) = *Cynanchum vincetoxicum* (L.) PERS.
 Vittadinia triloba (S. 153, 195, 237) = *V. australis* RICH.
 Voyria „trinitatis“ (S. 234, 425) = *Leiphaimos trinitensis* (GRIS.) GILG.
 „Waldheimia“ geoides (S. 81, 110) = *Waldsteinia geoides* WILLD.
 „Xyphidium“ coeruleum (S. 9) = *Xiphidium coeruleum* AUBL.
 Yucca recurva (S. 48) = *Y. gloriosa* f. *recurvifolia* SALISB.
 Zenobia (S. 378) = *Andromeda*.

Berichtigungen

- Seite 31, Zeile 13 von oben: lies ersterem statt letzterem.
- " 58, " 8 " " : der Beistrich vor ge- ist zu streichen.
- " 59, " 25 " unten: lies (1901) statt (1907).
- " 67, " 4 " " : lies außer statt aus.
- " 69, " 15 " oben: lies zeigen statt erzeugen.
- " 86, " 7 " " : lies (1904) statt (1909).
- " 114, " 20 " " : lies Makrosporen statt Archespore.
- " 116, " 2 " " : lies Zellen statt Tetraden.
- " 142, " 6 " " : lies W. SCHMID statt W. SCHMIDT.
- " 225, " 8 " " : lies *Rhyncholacis* statt *Ryncholacis*.
- " 228, Fußnote ¹⁾: lies *Aspicarpa* statt *Ascicarpa*.
- " 239, Zeile 29 von oben: lies *Lilium candidum* Lil.-T. statt N.-T.
- " 241, " 6 " " : lies *Katharinae* statt *latherinae*.
- " 241, " 26 " unten: lies GUIGNARD 1882a statt 1882.
- " 255, " 8 " " : lies BEHNEY statt BENey.
- " 256, " 11 " oben und Zeile 16 von unten: lies BEHNEY statt BENey.
- 295, Fußnote ¹⁾: lies NAWASCHIN 1894b statt 1894.
- " 297, Zeile 23 von oben: lies Ginkgoaceae statt Gingkoaceae.
- " 357, Fußnote ¹⁾: lies *Anthericum* statt *Autherricum*.
- " 370, Zeile 22 von unten: lies SCHMID statt SCHMIDT.
- " 372, " 34 " " : lies W. M. PFEIFFER 1912, statt PFEIFFER 1902.
- " 373, Zeile 32 von oben: lies *Echinopsis* statt *Echinops*.
- " 373, " 9 " unten: lies JÖRGENSEN statt JÖRGENSEN.
- " 375, " 16 " oben: lies HeE statt NuE.
- " 375, " 7 " " : lies *Saurauia* statt *Actinidia*.
- " 378, " 10 " " : nach Endospermhaustorien ergänze: (SAMUELSSON 1913).
- " 378, Zeile 2 von oben: lies *Pieris* statt *Picris*.
- " 380, " 16 " " : lies *Physostegia* statt *Physocarpus*.
- " 383, " 17 " " : lies SAAME statt SAANE.
- " 423, " 21 " " : lies PFITZERS statt PFISTERS.
- " 432, " 2 " unten: lies Phytolaccaceae statt Phytolacaceae.
- " 441, " 4 " oben: lies WOYCICKI statt WOJCICKI.
- " 478, anschließend an den Artikel über *Salix* ergänze: Vgl. ferner IKENO 1916.